ANATOMISCHE HEFTE.

ERSTE ABTEILUNG:

ARBEITEN AUS ANATOMISCHEN INSTITUTEN.

XXI. BAND (LXVI., LXVII. HEFT).

ANATOMISCHE HEFTE.



REFERATE UND BEITRÄGE

ZUR

ANATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE.

UNTER MITWIRKUNG VON FACHGENOSSEN

HERAUSGEGEBEN VON

FR. MERKEL UND **R. BONNET**

O. Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE IN GÖTTINGEN. O. Ö. PROF. DER ANATOMIE IN GREIFSWALD.

ERSTE ABTEILUNG.

ARBEITEN AUS ANATOMISCHEN INSTITUTEN.

XXI. BAND (LXVI., LXVII. HEFT.)

MIT 44 TAFELN UND 22 ABBILDUNGEN IM TEXT.



WIESBADEN.
VERLAG VON J. F. BERGMANN.
1903.



Druck der kgl. Universitätsdruckerei von H. Stürtz in Würzburg.

Inhalt.

DIE ENTWICKELUNG

DER

SCHILDDRÜSE UND DER THYMUS BEI DER RATTE.

VON

E. ZUCKERKANDL,
WIEN.

Mit 18 Figuren auf den Tafeln I/IV.

Über das Schicksal der seitlichen Schilddrüsenanlagen innerhalb der verschiedenen Ordnungen der Säugetiere sind wir bislang nicht genügend orientiert. Es ist die Frage, ob und in welchem Mafse die genannten Schlundspaltenderivate am Aufbau der Schilddrüse Anteil nehmen, nicht gelöst. Der Angabe (Groschuff's[1]), dass die seitlichen Schilddrüsenanlagen bei den Säugetieren drüsiges Parenchym liefern, steht eine andere gegenüber, die dies bestreitet; ja selbst für die gleiche Species gehen die Ansichten auseinander.

Die Publikationen von Nicolas[2]), Maurer[3]), Tournaux und Verdun[4]) haben gelehrt, dass bei Sorex, Echidna und beim Menschen die seitlichen Anlagen der Thyreoidea Schilddrüsenparenchym liefern. Bei der Spitzmaus bleiben nach Nicolas die drei Anlagen des Organs durch das ganze Leben getrennt; die seitlichen Anteile sind sogar grösser als der mittlere und liefern gleich dem letzteren Schilddrüsengewebe. Nach Maurer verhält sich Echidna ähnlich wie Sorex; auch hier sind die drei Anlagen der Thyreoidea selbständig und produzieren colloidhältige Bläschen.

An dieser Stelle ist ferner der Befund Symington's[5]) zu erwähnen, nach welchem die Schilddrüsen des dreizehigen Faultieres (eines ausgetragenen Fötus) aus einem mittleren und zwei seitlichen Lappen bestehen, die insgesamt den für dieses Organ charakteristischen Bau zeigen. Endlich sei hervorgehoben, dass nach Hermann und Verdun[6]) beim Kameel die Verbindung der seitlichen Schilddrüsenanlagen mit der mittleren Anlage

unterbleiben kann[1]); sie wandeln sich in traubige Drüsen um, welche bei alten Tieren atrophieren.

Tournaux und Verdun, welche an menschlichen Embryonen Untersuchungen anstellten, haben beobachtet, dass die seitlichen Schilddrüsenanlagen mit der mittleren verwachsen und gleich der letzteren typisches Schilddrüsengewebe bilden, doch soll ihr Anteil am Aufbau der Thyreoidea unbedeutend sein. Hinsichtlich der seitlichen Schilddrüsenanlagen eines 24 mm langen Fötus heisst es: La thyroïde formée de cordons pleins anastomosés . . . continue à présenter une partie plus dense . . . Cette partie plus dense nous parait repondre a la thyroïde latérale dont l'evolution serait moins rapide que celle de la thyroïde mediane. Ich citiere diese Stelle, weil ich in der Lage bin, die Angaben dieser Forscher bestätigen zu können. Ich finde nämlich an einem 23 mm langen menschlichen Embryo, dessen Schilddrüse schon die definitive Form zeigt, in der Umgebung dieses Organs jederseits drei epitheliale Bildungen, nämlich die Epithelkörperchen der dritten und vierten Schlundtasche, und einen dritten, weit grösseren Körper im Anschluss an die mediale Fläche des seitlichen Schilddrüsenanteiles. Genauer bestimmt liegt dieses Gebilde zwischen der medialen Fläche der Thyreoidea und dem Epithelkörperchen der vierten Tasche. Verfolgt man die Schnittserie (in kraniokaudaler Richtung), um die Beziehung zwischen dem Körper und der Schilddrüse kennen zu lernen, so erscheinen zunächst Teile desselben, die an der lateralen Fläche von Schilddrüsengewebe bedeckt sind; beide Gewebsarten sind von einander durch einen Mesodermstreifen getrennt. Tiefer unten ist der Körper bedeutend grösser als oben und verwächst anfänglich nur stellenweise, dann aber seiner ganzen Ausdehnung nach mit dem Parenchym der Thyreoidea.

[1]) Es wird zu untersuchen sein, ob das von mir beschriebene Tuberculum thyreoideum der menschlichen Schilddrüse (siehe Anatom. Hefte 1902), welches auch ganz selbständig werden kann, nicht der seitlichen Schilddrüsenanlage zugehört.

Der Körper unterscheidet sich von der aus Zellensträngen aufgebauten Schilddrüse durch seine homogene Beschaffenheit und von den Epithelkörperchen der dritten und vierten Tasche durch die dunklere Färbung nach Behandlung mit saueren Farbstoffen. Ich halte den Körper, trotzdem ich seine Entwicklung nicht verfolgen konnte, für das Derivat der lateralen Schilddrüsenanlage. —

Die Behauptung, dass die seitlichen Schilddrüsenanlagen kein Schildrüsenparenchym liefern, wurde von Ch. Simon[7]), Soulie und Verdun[8]), Christiani[9]) und Roud[10]) aufgestellt, und zwar beziehen sich die Angaben dieser Autoren auf Nagetiere.

Nach Christiani formt sich bei diesen Tieren die laterale Schilddrüsenanlage in ein Epithelkörperchen um. Christiani wendet sich aus diesem Grunde gegen jene Embryologen, welche den Satz: die seitliche Anlage der Thyreoidea bilde sich in folliculäres Gewebe um, verallgemeinern. Zu gleichen Ergebnissen gelangte Roud bei seinen Studien an Embryonen der Feldmaus.

Andere Ergebnisse erhielten Soulie und Verdun; nach ihnen kann die seitliche Schilddrüsenanlage des Kaninchens sich in zwei Richtungen entwickeln, indem sie entweder in ein Zellhäufchen umgewandelt wird, welches ohne Zurücklassung von Spuren verschwindet, oder die Form von Cysten annimmt, die, ins Schilddrüsenparenchym eingelagert, persistieren; in keinem Fall liefert sie Schilddrüsenparenchym. Auch beim Maulwurf sollen nach den Angaben der letztgenannten Autoren die seitlichen Schilddrüsenanlagen am Aufbau der Thyreoidea unbeteiligt sein.

Nach den citierten Untersuchungsergebnissen bewegt sich die histiogenetische Umwandlung der seitlichen Schilddrüsenanlagen innerhalb eines Spielraumes von vier Formen. Die Anlage wird zu Schilddrüsengewebe, zu Cysten, zu einem Epithel-

körperchen oder zu einer traubigen Drüse. Noch sei auf die Angabe hingewiesen, dass die seitlichen Schilddrüsenanlagen bloss eine vorübergehende, der Auflösung verfallene Bildung darstellen. —

Bei meinen Untersuchungen, welche sich auf die Schlundspaltenderivate der Ratte beschränken, habe ich wegen der Provenienz des Epithelkörperchens auch die Veränderungen der dritten Schlundtasche berücksichtigt. Bei dieser Gelegenheit wurde auch die Beziehung der Thymusanlage zum Ectoderm studiert, zumal A. Roud für die Feldmaus, auf die er seine Untersuchung beschränkte, jeden genetischen Zusammenhang zwischen der Thymus und der dritten Schlundtasche bestreitet.

Ich gehe nun zur Schilderung der einzelnen Stadien über. Die Dicke der Schnitte, welche mit Hämatoxilin und Eosin gefärbt wurden, beträgt 10 μ.

1. Das jüngste Stadium betrifft einen Embryo mit primärer Augenblase. Länge des Embryos 2,2 mm.

Die mittlere Schilddrüsenanlage stellt ein dickwandiges Säckchen dar, dessen Lichtung mit der Schlunddarmhöhle weit kommuniziert. Die ventralwärts vorgewölbte Fläche des Säckchens berührt direkt das Endothel des Bulbus aorticus. Die dritte und vierte Schlundtasche sind noch nicht vorhanden.

2. Es sind drei Aortenbogen und die 1—3 Schlundtasche ausgebildet. Linse noch nicht angelegt. Länge des Embryos 2,6 mm.

Die mittlere Schilddrüsenanlage verhält sich wie bei 1.

Die dritte Schlundtasche ragt zwischen dem 3. und 4. Aortenbogen in Form einer einfachen Ausbuchtung des Schlunddarmes vor. Das Epithel der Tasche und der ventralen Wand des Schlunddarmes ist verdickt, das der hinteren Schlunddarmwand dagegen einfach und platt.

Von einer vierten Schlundtasche ist noch nichts zu bemerken.

3. Die Anlage der Linse repräsentiert sich in Form einer einfachen Verdickung des Ektoderms. Länge des Embryos 2,8 mm.

Die mittlere Schilddrüsenanlage verhält sich wie bei 1. und 2.

Die dritte Schlundtasche stösst entsprechend der dritten Kiemenfurche an das Ektoderm und besitzt ein ventrales und ein dorsales Divertikel. Der Übergang der dritten Tasche in den Pharynx wird durch eine Rinne vermittelt, deren Epithel gleich dem der Tasche selbst verdickt ist.

Die vierte Schlundtasche, welche nun deutlich sichtbar ist, trägt gleich ihrem Übergang in den Schlunddarm verdicktes Epithel und erreicht das Ektoderm nicht.

4. Die Augenblase ist schon eingestülpt, das Linsensäckchen dickwandig und weit offen; der sechste Aortenbogen in Bildung begriffen. Länge des Embryos 3 mm.

Die mittlere Schilddrüsenanlage bildet ein nurmehr mit Resten eines Lumens versehenes Knötchen, welches vermittelst eines dicken Epithelstieles mit der ventralen Wand des Pharynx zusammenhängt.

Die dritte mit einem ventralen und einem dorsalen Divertikel versehene Schlundtasche und desgleichen die vierte Schlundtasche bieten gegenüber dem sub 3. beschriebenen Embryo keinen Fortschritt dar.

5. Das Linsensäckchen ist noch gegen die Oberfläche hin geöffnet, der sechste Aortenbogen ausgebildet. Länge des Embryos 4,0 mm.

Die knötchenförmige mittlere Schilddrüsenanlage enthält noch die Spur eines Lumens. Die dritte Schlund-

tasche ist in ein dorsales und ventrales Divertikel geteilt (Taf. I II, Fig. 1, d u. v).

Zwischen dem dorsalen Divertikel und dem N. vagus findet sich eine 60 μ lange, umschriebene Zellmasse (Fig. 1 m), die sich an eine kleine ektodermale Knospe anschliesst, deren Stiel dorsal von der Schlussplatte der dritten Kiemenfurche untergebracht ist. Die vierte Schlundtasche kommuniziert mit der Pharynxhöhle und verlängert sich ventral zu einem Divertikel.

6. Das Linsensäckchen ist vom Ektoderm abgeschnürt. Es sind alle Aortenbogen vorhanden. Länge des Embryos 4,2 mm.

Die mittlere Schilddrüsenanlage bildet ein kugelförmiges, von der Schlundwand vollständig abgeschnürtes Körperchen, in welchem an einem Schnitt noch die Spur eines Lumens zu erkennen ist. Die Abschnürung erfolgt, wie ich an einem wenig jüngeren Embryo sehe, im Stadium mit noch offenem Linsensäckchen.

Die dritte Schlundtasche entsendet ein ventrales Divertikel.

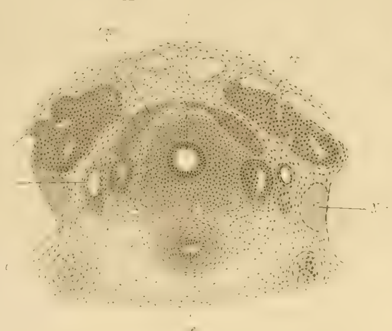
Der Sinus cervicalis ist offen.

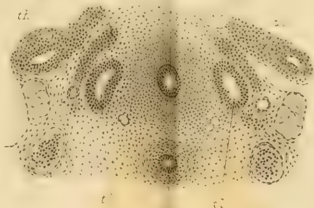
Die vierte Schlundtasche kommuniziert durch ein enges Zwischenstück mit der Pharynxhöhle.

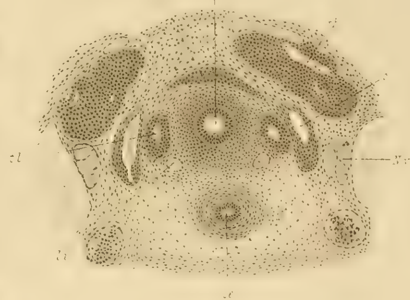
7. 5—5,5 mm lange Embryonen.

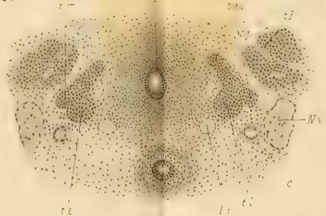
Die mittlere Schilddrüsenanlage verhält sich wie im vorigen Stadium, besitzt aber keine Lichtung; nur eine helle Stelle im Centrum weist auf das ehemalige Lumen hin.

Auch die dritte und vierte Schlundtasche zeigen keine wesentliche Veränderung; bemerkt sei nur, dass der Blindsack der vierten Tasche, ähnlich wie dies A. Froriep[11]) auf Taf. 1, Fig. 1 von einem 8,7 mm langen Rindsembryo abbildet, zwischen dem 4. und 6. Aortenbogen vortritt und lateralwärts von dem letzteren lagert.

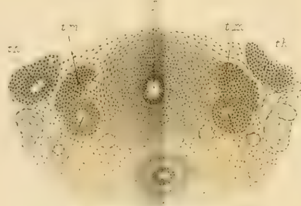

12


14
tk


13
Nv


15
Nv
ti


17
tm
tk
e


16
tm
tk


18
e

Der Sinus cervicalis ist noch offen und von seinem Grund zweigen die 2.–4. Kiemenfurche ab (Taf. I/II, Fig. 2 u. 3). Das Epithel des Sinus ist verdickt.

8. Embryonen, deren Länge um 6 mm schwankt.

Die mittlere Schilddrüsenanlage besitzt noch immer die Form eines Knötchens.

Die dritte Schlundtasche stellt ein grosses, mit geräumiger Lichtung versehenes Bläschen dar, welches entweder nur mehr vermittelst eines engen Mittelstückes mit der Pharynxhöhle kommuniziert oder isoliert ist, wenn sich das Verbindungsstück in eine solide Platte umgewandelt hat. Beide Formen werden auch nebeneinander angetroffen (Taf. I/II, Fig. 4 u. 5). Die dritte Schlundtasche kann ferner schon vollständig abgeschnürt sein, in welchem Falle Reste des Verbindungsstückes zuweilen noch angetroffen werden (Taf. I/II, Fig. 6 r). Die dritte Schlundtasche hat sich diesfalls zum Thymusbläschen isoliert.

Auf Fig. 5 ist ein Schnitt abgebildet, an welchem die Vesicula thymica zwei Hohlräume enthält, die aber schon am nächsten, caudalwärts gelegenen Schnitt sich zu einer Kavität vereinigen.

Im Schnitt der Fig. 6 ist auf einer Seite die Thymusanlage vom Pharynx vollständig abgeschnürt, während auf der anderen Seite des Objektes noch ein Zusammenhang zwischen beiden durch einen lichtungslosen Zellstrang gegeben ist. Auf der Seite mit der abgeschnürten Thymusanlage sieht man bei Verfolgung der Serie in kraniokaudaler Richtung, dass am ersten Schnitt der betreffenden Stelle die Thymus wohl abgeschnürt ist, das Verbindungsstück zum Pharynx jedoch mit diesem noch zusammenhängt und an einer Stelle sogar ein Lumen besitzt, welches nicht mit der Pharynxhöhle kommuniziert. Auf dem 2. und 3. Schnitt ist das Bläschen wie auf Fig. 6 isoliert, am 4. Schnitt fehlt am Pharynx das Rudiment des Verbindungsstückes, dafür findet

sich ein solches an der Thymusanlage und zwar in Form eines gegen den Schlundkopf gerichteten Epithelzapfens. An dem folgenden Schnitt ist dann von dem früheren Verbindungsstück keine Spur zu finden.

Der Sinus cervicalis, der bereits geschlossen ist, lässt zwei Abschnitte, einen lateralen und einen medialen, unterscheiden, die ein verschiedenes Aussehen zeigen. Der erstere (Fig. 6 st), der noch nach aussen geöffnet sein kann, formiert einen soliden Strang, der letztere ein dickwandiges Bläschen (Sinusbläschen), Fig. 6 s), welches dem Fundus des Sinus cervicalis entspricht und der lateralen Fläche des N. vagus einfach angeschlossen ist oder in einer Vertiefung an derselben lagert. Die strangförmige Hälfte des Sinus cervicalis ist mit dem Blindsacke der dritten Schlundtasche verwachsen, und es dürfte die Verwachsungsstelle (Fig. 6 sch) der Schlussplatte zwischen der dritten Schlundtasche und der dritten Kiemenfurche entsprechen. Die dritte Tasche erscheint um die Länge des Sinusstranges von der Oberfläche abgerückt.

Verfolgt man die Serie in kraniokaudaler Richtung, so stösst man zunächst auf Schnitte, an welchen das kraniale Endstück der dritten Schlundtasche und das des Sinusbläschens isoliert sind (wie auf Fig. 9, s u. th); das der ersteren liegt an der ventralen, das des letzteren an der lateralen Fläche des N. vagus. Hierauf erscheint der Strang des Sinus cervicalis, an dem zwei Bläschen, das der dritten Schlundtasche und des Sinus cervicalis hängen (Fig. 6 s u. th); die dritte Schlundtasche repräsentiert sich hier in Form eines Doppelbläschens.

An einem der Embryonen findet sich vor dem strangförmigen Anteil des Sinus cervicalis eine nach aussen geöffnete Lichtung (Fig. 8 K^3), die wohl ein Rest der dritten Kiemenfurche sein dürfte. Hieraus würde sich ergeben, dass das Sinusbläschen aus dem hinter der dritten Kiemenfurche untergebrachten Ektoderm hervorgeht.

An einem anderen Objekte ist das kraniale Ende des Sinusbläschens mit dem oberen Ende der Thymusanlage breit verbunden. Mehr kaudal und zwar entsprechend der Stelle, wo beide Gebilde eine Lichtung besitzen, wird die Verbindung durch eine breite Epithelmasse hergestellt, die endlich so dünn wird, dass die zwei Bläschen fast aneinander stossen; dann nehmen die Durchmesser der Sinusbläschen und der Verbindung zur Thymus allmählich ab, so dass endlich nur mehr das Thymusbläschen übrig bleibt.

Auch in dieser Serie enthält ein Schnitt des Stranges ein kurzes, nach aussen geöffnetes Lumen (Fig. 7). Noch sei bemerkt, dass das Bläschen des Sinus cervicalis durch eine Einschnürung in 2—3 Läppchen geteilt sein kann (Fig. 8).

Die vierte Schlundtasche kommuniziert noch mit der Schlundkopfhöhle.

Die zweite Schlundtasche verlängert sich ventralwärts zu einem Divertikel; es ist dies jene Ausstülpung, welche von manchen Autoren als rudimentäre Thymusanlage der zweiten Schlundtasche gedeutet wurde.

Die Tasche kann an dem lateralen Anteil ihrer dorsalen Wand eine Epithelverdickung besitzen.

9. Die vierte Schlundtasche und das Sinusbläschen sind in Abschnürung begriffen. Länge des Embryos 6,6 mm.

Die mittlere Schilddrüsenanlage ist abwärts gewandert; sie liegt vor dem oberen Teil des Kehlkopfes.

Das vollständig isolierte Thymusbläschen besitzt ein grosses, am Durchschnitt kreisförmiges, ovales bezw. sichelförmiges Lumen. Von einer Verbindung mit dem Pharynx ist nichts zu sehen.

Das mit einer engen Lichtung versehene, dem Vagus anliegende Sinusbläschen hängt an einem atrophischen Stiel, dessen spitzig auslaufendes laterales Ende gerade noch das

Ektoderm erreicht. Bei Verfolgung der Serie in kraniokaudaler Richtung zeigt sich folgendes: Am 1. bis 3. Schnitt der entsprechenden Stelle findet sich nur das Sinusbläschen (Fig. 9), am 4. Schnitt ist es durch die Schlussplatte mit der Thymusanlage verbunden, am 5. und 6. Schnitt sendet es einen atrophischen Stiel gegen das Ektoderm, am 7. Schnitt entfällt der Stiel, aber der Zusammenhang mit der Thymusanlage besteht noch weiter. Die Verbindung mit dem Ektoderm ist demnach, verglichen mit der beim 6,0 mm langen Embryo, reduziert.

Die vierte Schlundtasche liegt an der Seitenfläche des Larynx und kommuniziert nicht mehr mit der Höhle des Schlunddarmes, denn der Verbindungskanal zwischen beiden ist in einen lichtungslosen Epithelstrang umgewandelt (Taf. I/II, Fig. 10).

Die zweite Schlundtasche verhält sich wie in den früheren Stadien.

10. Der vierte und sechste Aortenbogen sind in Rückbildung begriffen. Länge des Embryos 7 mm.

Die mittlere Schilddrüsenanlage bildet eine dicke halbmondförmige Platte, welche die vordere Fläche, und teilweise auch die seitlichen Flächen des Kehlkopfes umgreift. Sie besteht demnach aus einem Isthmus und aus seitlichen Anteilen, welche aber noch nicht den Seitenlappen der definitiven Thyreoidea entsprechen.

Die isolierte Thymusanlage, welche sich bis an das kaudale Ende des Larynx hinab erstreckt, sendet links einen soliden Fortsatz aus, der an der medialen Seite des Vagus liegt und bis an den Pharynx heranreicht.

Das Bläschen des Sinus cervicalis, welches sich in eine Vertiefung an der lateralen Fläche des N. vagus eingebettet hat, hängt an einem atrophischen Stiel, der den Zusammenhang mit dem Ektoderm eingebüsst hat. Der dünne

Stiel endet mit lateralwärts gewendeter Spitze. Die ihn zusammensetzenden Zellen sind kleiner geworden und nur undeutlich gegeneinander begrenzt, das Protoplasma ist (durch Eosineinwirkung) stark gefärbt, die Zellkerne sind wesentlich verkleinert und nur mehr durch dunkle Kromatinpunkte repräsentiert. Unterhalb des Stieles, dessen kraniokaudaler Durchmesser bloss 30 μ beträgt, verwächst das Sinusbläschen mit dem kranialen Anteil der Thymusanlage, und zwar nicht, wie am 6 mm langen Embryo durch Vermittlung eines Zellstranges (sch), sondern unmittelbar.

Das Sinusbläschen selbst ist im kranialen Anteil selbständig, d. h. es hängt weder mit der Thymusanlage noch mit dem Sinusbläschen zusammen. Bei Verfolgung der Serie in kraniokaudaler Richtung schliesst sich eine dicke, vor dem N. vagus gelagerte und gegen die Thymus gerichtete Epithelmasse, welche offenbar der verdickten Schlussplatte entspricht, dem Sinusbläschen an. Hierauf erscheint ein Schnitt, an welchem die der Epithelmasse anliegende ventrale Wand des Bläschens nicht mehr die regelmäfsige Anordnung der Zellen, wie höher oben zeigt und infolge dessen nicht mehr von der Epithelmasse differenziert ist; man darf daher für diesen Fall von einem Aufgehen des Bläschens in der Epithelmasse sprechen, zumal an den folgenden Schnitten das Lumen verschwindet und beide Gebilde eine Masse formieren, die sich der Thymusanlage anschliesst.

Die vierte Schlundtasche ist vollständig von der Schlundwand abgeschnürt und die Reste des Verbindungsstranges sind spurlos verschwunden (Fig. 11). Die isolierte Tasche bildet ein dickwandiges, an der Grenze zwischen dem Larynx und der Trachea gelegenes Epithelbläschen, welches nun als seitliche Schilddrüsenanlage bezeichnet werden darf.

11. Embryo 9—10 mm lang.

Die mittlere Schilddrüsenanlage bildet eine halbmondförmig gebogene Platte, deren mittlere Partie (Isthmus) vor der Trachea liegt, während ihre seitlichen Anteile sich den Seitenflächen der Cartilago cricoidea anschliessen.

Die Thymusanlage repräsentiert sich in Form eines soliden, nur mehr mit Rudimenten der früheren Lichtung versehenen Körpers, der seitlich vom Kehlkopf lagert und dessen kraniales Ende über den N. laryngeus superior hinaufreicht. Eine durch einwuchernde Gefässe bedingte Gliederung in Läppchen kann schon angebahnt sein.

In diesem Stadium der Entwicklung emancipiert sich das Epithelkörperchen von der Thymusanlage. Doch lassen sich Unterschiede feststellen, indem unter vier Embryonen des gleichen Wurfes an dreien das Epithelkörperchen nur in seinem kranialen Anteil, an dem vierten dagegen vollständig isoliert war. Es liegt mediodorsal von der Thymus und schliesst sich kaudal schon dem hinteren oberen Ende der mittleren Schilddrüse an.

Die seitliche Schilddrüsenanlage bildet ein vom Pharynx vollständig abgeschnürtes Bläschen, welches sich dem dorsomedialen Ende der mittleren Schilddrüsenanlage anschliesst (Taf. III/IV, Fig. 12—16). Die drei Anlagen der Thyreoidea können untereinander schon verwachsen sein, für die Mehrzahl der Fälle sind sie aber noch durch Mesodermstreifen von einander getrennt. Die seitlichen Anlagen, welche kaudal die mittlere überragen, liegen medial von der Carotis und lateral von den Luftwegen und dem N. laryngeus inferior, bezw. medial von der mittleren Schilddrüsenanlage.

An einem 10 mm langen Embryo, von dem zwei Schnitte auf Taf. III/IV, Fig. 15 u. 16 abgebildet sind, ist die seitliche Schilddrüsenanlage mit der mittleren verwachsen und bildet

einen soliden knötchenförmigen Körper (Fig. 15). Dass dieser in der That der seitlichen Anlage angehört, geht aus dem Vergleich mit höher gelegenen Schnitten, von welchen einer auf Fig. 16 wiedergegeben ist, hervor; die seitliche Anlage führt an dieser Stelle noch eine Lichtung.

Das Bläschen des Sinus cervicalis ist an zwei unter vier Embryonen aus diesem Stadium der Entwicklung voll ausgebildet. Es hängt an einem soliden, mit dem Ektoderm zusammenhängenden Epithelstrang, dem sich vermittelst der Schlussplatte die Thymusanlage anschliesst.

In den übrigen zwei Fällen war keine Spur des Sinusbläschens mehr vorhanden; doch konnte ich weder die Überzeugung gewinnen, dass es zugrunde gegangen, noch die, dass es in die Thymusanlage aufgenommen worden war.

12. Embryo 11 mm lang.

Die mittlere und die seitlichen Schilddrüsenanlagen sind, wie an dem 10 mm langen Embryo, untereinander verschmolzen, so dass von der Grösse und der Gewebedifferenzierung abgesehen, der definitive Zustand des Organs erreicht ist (Taf. III/IV, Fig. 17 t. l.). Die seitlichen Anlagen, welche die dorsale Hälfte der Thyreoidea bilden, sind an der noch erhaltenen Lichtung deutlich zu erkennen. Zahlreiche in Teilung begriffene Zellen umgeben die enge Lichtung des Bläschens.

An der Thymusanlage lässt sich auch eine Veränderung konstatieren; sie ist zunächst reicher vaskularisiert und deutlich gelappt, es löst sich ferner von ihrem dorsalen Anteil ein kompaktes, mit einzelnen Kapillargefässen versehenes Knötchen ab, welches auf 17 Schnitten sichtbar ist und das Epithelkörperchen der dritten Schlundtasche darstellt.

Bei Verfolgung der Schnitte in kraniokaudaler Richtung sieht man zwischen der Thymus und dem Epithelkörperchen noch eine brückenartige, durch Epithel hergestellte Verbindung.

Der kaudale Theil der Epithelkörperchen berührt die Seitenfläche der Schilddrüse (Fig. 17 e).

13. Embryo 12 mm lang.

Die Schilddrüse bietet ein Aussehen wie am 11 mm langen Embryo dar. Auch die Lichtungsreste der seitlichen Schilddrüsenanlagen sind noch zu erkennen.

Die Thymus ist kaudalwärts gewandert, indem ihr oberes Ende bereits unterhalb des N. laryngeus superior lagert.

Im kranialen Anteil des Organs, wo noch stellenweise eine Lichtung zu sehen ist, springt eine umschriebene, über die dorsale Fläche der Thymus vorgewölbte Partie vor; dieselbe enthält ein von hohen Zellen umgebenes Lumen.

Das Epithelkörperchen der dritten Schlundtasche liegt an der Seitenfläche der Schilddrüse und ist auf einer Seite vollständig von der tiefer gelegenen Thymus isoliert.

14. Embryo 15 mm lang (Taf. III IV, Fig. 18).

Die Schilddrüse zerfällt in Läppchen und ist reich vaskularisiert.

Die Thymus lagert unterhalb des Isthmus thyreoideus und stellt einen kompakten gefässreichen Körper dar.

Das Epithelkörperchen der dritten Schlundtasche liegt mit seiner medialen Hälfte in einem Grübchen an der lateralen Fläche der Schilddrüse.

15. Embryo 17 mm lang.

Die Schilddrüse ist noch deutlicher gelappt und setzt sich aus unregelmässig geformten Zellbalken zusammen, welche untereinander anastomosieren. In einer Mulde an der Seitenfläche liegt das Epithelkörperchen.

16. Embryo 19 mm lang.

Es besteht kein bemerkenswerter Unterschied gegenüber dem Verhalten beim 17 mm langen Embryo.

17. Embryo 28 mm lang.

Das Epithelkörperchen wird in solchem Maſse vom Schilddrüsenparenchym umgriffen, dass nur ein kleines Stück desselben an der Oberfläche liegt.

18. Neugeborene Ratte.

Die Schilddrüse ist durch Bindegewebszüge in viele Läppchen geteilt, deren Schläuche und Bläschen auch schon Sekret enthalten.

19. Erwachsene Ratte.

Die mit kubischem Epithel ausgekleideten Bläschen der Schilddrüse haben sich stark vergrössert und führen viel Sekret.

Der obere Anteil des Epithelkörperchens wird vollständig vom Schilddrüsengewebe umfasst, der übrige Teil ist in den seitlichen Lappen eingekeilt.

Resumé.

Die erste Anlage der mittleren Schilddrüse stellt, ähnlich wie dies Soulie und Verdun für den Maulwurf beschrieben haben, ein mit der Schlunddarmhöhle kommunizierendes Bläschen dar. Die Form eines epithelialen Knötchens erreicht die Thyreoidea media bei der Ratte sehr früh, indem sie schon beim 5 mm langen Embryo kompakt und vollständig von der Pharynxwand abgeschnürt ist. Am 7 mm, und noch deutlicher am 10 mm langen Fötus besitzt die mittlere Schilddrüsenanlage die Form eines Hufeisens und umgreift die Seitenflächen des Larynx, bezw. jene der Trachea. Das Organ verhält sich ganz ähnlich wie bei der Feldmaus, an deren mittlerer Schilddrüsenanlage Roud einen dünnen prätrachealen Anteil und zwei seitliche dicke Stücke unterscheidet.

Zur Thyreoidea media tritt als Derivat der vierten Schlundtasche die laterale Schilddrüsenanlage in Beziehung.

Die genannte Tasche formiert nach ihrer Abschnürung vom Pharynx ein dickwandiges Bläschen, welches sich an die dorsomediale Wand der mittleren Schilddrüsenanlage anschliesst, um mit ihr später zu verwachsen. Sie bildet nach eingetretener Verwachsung einen nicht gerade beträchtlichen Anteil des Seitenlappens und scheint sich später in Schilddrüsengewebe umzuformen, da an der betreffenden Stelle von Erscheinungen der Rückbildung nichts zu sehen ist. Reste des Lumens der seitlichen Schilddrüsenanlage sind noch in späteren Stadien vorhanden. Solche wurden von Roud bei der Feldmaus, ferner von Hermann und Verdun selbst beim erwachsenen Kameel beobachtet.

Sekundäre Epithelverdickungen, bezw. eine dorsale Ausstülpung der vierten Schlundtasche, welche bei anderen Tieren vorkommen und zur Etablierung eines Epithelkörperchens dieser Tasche Anlass bieten, fehlen bei der Ratte, ähnlich wie bei der Feldmaus (A. Roud).

Die Thymus stammt bei der Ratte von der dritten Schlundtasche ab, welche sich, wie dies Groschuff für diese, aber auch für die vierte Tasche angibt, als Ganzes vom Pharynx abschnürt. Von dem Verbindungsgang zwischen Tasche und Schlunddarm, der anfänglich weit ist, erhalten sich nach vollendeter Abschnürung Reste noch eine Zeit lang.[1])

Man kann bei Durchsicht der Objekte keinen Augenblick über die Abstammung der Thymus von der dritten Schlundtasche im Zweifel sein. Die Bildung dieser Tasche, ihre Abschnürung, sowie der Übergang der abgeschnürten Epithelblase in die Thymus liegen klar vor.

Roud, der die Feldmaus untersuchte, bestreitet jedwede Beteiligung der dritten Schlundtasche am Aufbau des Thymus;

[1]) Die Rückbildung des Stieles der Thymus und der seitlichen Schilddrüsenanlage scheint sich verzögern zu können. Dieselbe ist in gleichen Stadien bald mehr bald weniger weit gediehen.

er leitet dieses Organ ausschliesslich von dem Epithel des Sinus cervicalis ab und tritt dadurch, wie dies in dieser extremen Fassung oder mit gewissen Einschränkungen wiederholt geschehen, für den ektodermalen Ursprung des Thymus ein. Die Anlage der Thymus soll sich dem Blindsack der dritten Schlundtasche nur anschliessen, mit demselben bloss durch einen Zellenstrang zusammenhängen.

Mit Bezugnahme auf die von Anderen beobachtete Kommunikation zwischen der Vesicula thymica und der dritten Schlundtasche meint Roud, dass es sich möglicherweise um ein Artefakt oder um eine sekundär eingetretene Verbindung zwischen den bezeichneten Hohlräumen handle.

Ich kann die Angabe Roud's, dass die Thymus bei der Feldmaus ektodermalen Ursprunges sei, nicht in die Diskussion ziehen, da ich dieses Tier bisher nicht untersucht habe, wende mich aber gegen das Bestreben des Autors, seine Behauptung verallgemeinern zu wollen. Andere Autoren haben nämlich nicht bloss die Verbindung der Vesicula thymica mit der dritten Schlundtasche, sondern auch die Abstammung der ersteren von der letzteren festgestellt. Ich nenne nur Froriep, Soulie und Verdun, Groschuff, Born[12]), Piersol[13]), Prenant[14]) und His[15]), von welchen die drei letztgenannten Forscher auch eine Beteiligung des Ektoderms am Aufbau der Thymus annehmen, bezw. eine solche als möglich hinstellen, während die allerdings von Roud blos hypothetisch angenommene sekundäre Verbindung der Thymusanlage mit der dritten Schlundtasche Niemand beobachten konnte. Auch das Argument von Roud, dass, falls die Thymus von der dritten Schlundtasche abstammte, ihre Anlage nicht an der Aussen-, sondern an der Innenseite des vierten Aortenbogen liegen müsste, ähnlich wie die seitliche Schilddrüsenanlage innen vom 5. Aortenbogen liegt, ist nicht stichhältig, da z. B. bei der Ratte die vierte Schlundtasche, wie die dritte Tasche seitlich vom vierten Aortenbogen, seitlich vom

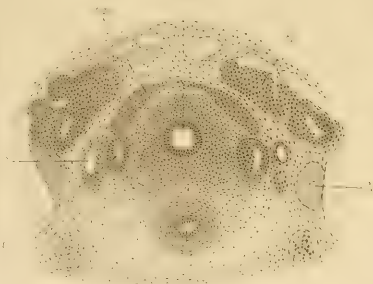
sechsten lagert; sie ladet nur nicht so stark lateralwärts aus wie die dritte Tasche, weil sie kleiner ist. Froriep hat das gleiche Verhalten an einem 8,7 mm langen Rindsembryo beobachtet.

Nicht mit gleicher Bestimmtheit wie die Abstammung der Thymus von der dritten Schlundtasche, konnte das Schicksal des Sinusbläschens verfolgt werden. Dieses Bläschen, dessen Lichtung in keinem Stadium der Entwicklung mit der der Vesicula thymica kommuniziert, liegt an der Seitenfläche des Vagus, ist durch die Schlussplatte mit der Thymusanlage verbunden und erstreckt sich, dorsolateral von dieser gelagert, in einzelnen Fällen sogar über den kaudalen Pol der Thymus hinaus. Das Bläschen verliert, indem sein Zellenstrang zum Ektoderm zugrunde geht, den Zusammenhang mit dem Ektoderm, während der mit der Thymusanlage, wenn überhaupt, erst später schwindet.

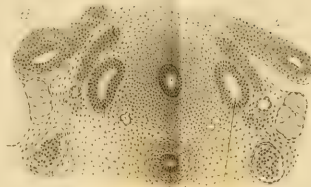
An 9—10 mm langen Embryonen kann das Bläschen noch vorhanden sein, später fehlt es, d. h. weder am Vagus noch an der Thymus ist eine Spur desselben zu sehen. Nach Tournaux und Verdun soll sich das Bläschen beim menschlichen Embryo vollständig zurückbilden, auch Froriep teilt diese Anschauung, und zwar für alle Kiemenspaltenorgane, somit auch für das des Vagus, mit welchem das Sinusbläschen der Ratte identisch ist.

Nach Froriep erstreckt sich die Zeit des Bestandes der Kiemenspaltenorgane auf jene Altersperiode, in welcher die Körperlänge von 6 auf 12 mm steigt. Auf der Höhe der Ausbildung stehen sie bei Embryonen zwischen 7—9 mm Länge. Von da ab bilden sie sich zurück und sind bei Embryonen von ungefähr 16 mm nur noch in Spuren nachzuweisen. Am Kiemenspaltenorgan des N. vagus schwindet der Zellenstrang zum Ektoderm, und die dadurch von der Oberfläche ganz losgetrennte Epidermismasse bleibt bei dem Ganglion des Vagus und verfällt der regressiven Metamorphose. Aus dieser Angabe ist zu entnehmen, dass Froriep die Rückbildung des Sinus-

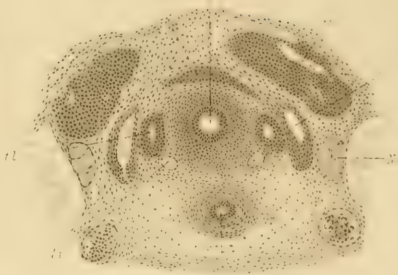
12



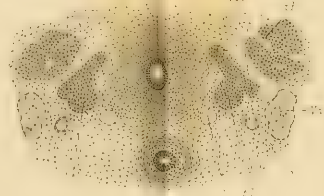
14



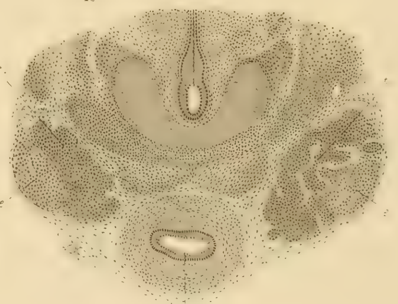
13



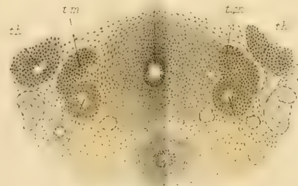
15



18



16



17



bläschens beim Rind direkt beobachtet hat. Im Gegensatz hierzu soll nach den Untersuchungen Katschenko's[16]) beim Schwein das Bläschen des Sinus cervicalis am Aufbau des Thymus beteiligt sein. Dieser Autor unterscheidet an der Thymus einen strangförmigen kaudalen Anteil, der von der dritten Schlundtasche abstammt, und einen kranialen Teil, der sich aus der dritten Schlundtasche, dem Epithel des Sinus cervicalis und aus dem der 2. bis 3. Kiemenfurche zusammensetzt. Den aus dem Epithel des Sinus cervicalis hervorgehenden knötchenförmigen Epithelkörper, der mitunter fehlt, bezeichnet Katschenko als Thymus superficialis.

Hinsichtlich der Frage nach der Beteiligung des Sinus cervicalis am Aufbau des Thymus bei der Ratte kann ich mich leider nicht auf eine grössere Kasuistik von einwandfreien Fällen berufen. An dem beschriebenen 7 mm langen Embryo ist zu sehen, dass das Bläschen des Sinus cervicalis mit der von der dritten Schlundtasche abstammenden Thymusanlage verwächst. Es ist nun auffallend, dass an dieser Stelle nur Rückbildungserscheinungen am Verbindungsstrang zum Ektoderm deutlich zu beobachten waren, nicht auch solche am Bläschen des Sinus cervicalis; es ist aus diesem Grunde immerhin möglich, dass bei der Ratte das Bläschen des Sinus cervicalis in den kranialen Teil der eigentlichen Thymusanlage aufgeht, um späterhin dieselben Veränderungen wie die Hauptanlage selbst durchzumachen.

A. Roud identificiert das Bläschen des Sinus cervicalis mit Froriep's Kiemenspaltenorgan des Vagus und dem von W. His beschriebenen Sinusbläschen des menschlichen Embryo, nicht aber mit den von Katschenko, Piersol, Prenant und Verdun[17]) beobachteten ektodermalen Einstülpungen, da die letzteren von der dritten Kiemenfurche abstammen und als vorübergehende Erscheinungen nichts mit der Organisation des Thymus zu thun haben. Roud hat das ektodermale Bläschen,

welches Verdun bei der Katze fand, bei der Feldmaus gesehen; die dritte Kiemenfurche formte sich in diesem Fall in ein Bläschen um, welches erst in jenem Stadium auftrat, in welchem die Thymusanlage sich vom Ektoderm abschnürte. Dieses Bläschen soll keinen Anteil am Aufbau des Thymus nehmen, sondern bald verschwinden. Ich möchte meinen, dass alle an langen ektodermalen Stielen hängende Epithelbläschen, welche der Seitenfläche des Vagus anliegen, gleichwertige Bildungen darstellen. Es kommt ja vor, dass die dritte Kiemenfurche, wie ich selbst bei der Ratte gesehen, sich spät schliesst, und es kann ein solches Rudiment, wenn es sich abschnürt, auch ein Bläschen bilden, dass es aber eine solche Topik zum N. vagus erlangen könnte, wie das Bläschen des Sinus cervicalis, scheint ausgeschlossen zu sein.

Das Epithelkörperchen der Ratte stammt von der dritten Schlundtasche ab und liegt in einer Vertiefung an der Seitenfläche der Schilddrüse. Es löst sich ziemlich spät von dem dorsalen Anteil der Thymusanlage ab. Es entspricht dies einem allgemeinen Verhalten der Epithelkörperchen, da Groschuff die Bemerkung macht, dass an den sich als Ganzes vom Pharynx abschnürenden Taschenräumen die primäre Verbindung, die in dem Taschenentoderm einerseits für das Epithelkörperchen der dritten Tasche und die Thymus, andererseits für das Epithelkörperchen der vierten Tasche und die seitliche Schilddrüsenanlage besteht, sich längere Zeit, unter Umständen sogar dauernd, erhält.

Ich stimme in Bezug auf die Entwicklung des bei der Ratte vorkommenden Epithelkörperchens mit Groschuff überein, der dasselbe gleichfalls von der dritten Schlundtasche ableitet und muss gleich diesem Autor die Angaben von Christiani, nach welchen dieses Epithelkörperchen von der vierten Schlundtasche abstamme, als irrtümlich bezeichnen. Die Unrichtigkeit der Behauptung Christiani's ist schon daraus zu entnehmen,

dass das Epithelkörperchen an die seitliche, die laterale Schilddrüsenanlage dagegen an die mediale Fläche der Schilddrüse zu liegen kommt.

Innere Epithelkörperchen kommen, wie A. Kohn[18]) richtig bemerkt, bei der Ratte nicht vor; Thymusläppchen hat dieser Autor gelegentlich beobachtet.

Litteratur.

1. K. Groschuff. Bemerkungen zur vorläufigen Mitteilung von Jacoby: Ueber die Entwickelung der Nebendrüsen der Schilddrüse und der Carotidendrüse. Anat. Anz. Bd. 12, 1896.
Ferner: Über das Vorkommen eines Thymussegmentes der vierten Kiementasche beim Menschen. Anat. Anz. Bd. 17, 1900.

2. A. Nicolas. Nouvelles Recherches. s. l. glandules parathyroïdes. Bibligr. anat. 1897.

3. F. Maurer. Die Schlundspalten-Derivate von Echidna. Ergänzungsheft zu Bd. 16 des Anat. Anz. 1899.

4. F. Tournaux und Verdun. Sur la prem. Dével. de la Thyroïde etc. Journ. de la Anat. et de la Physiol. T. 23, 1897.

5. J. Symington. Thyreoidea, Gland, parathyreoid., Thymus beim dreizehigen Faultier. Arch. f. Anat. 1897.

6. Hermann und Verdun. Jahresb. Herausg. von Schwalbe. 1901.

7. A. Simon. Thyroïde latêrale et glandule thyr. chez l. Mammifères. Thèse Nancy 1896.

8. A. Soulie und P. Verdun. Sur la prem. développ. de la glande thyroide etc. Journ. de l'Anat. et de la Physiol. 1897.

9. H. Christiani. Sur les glandules thyroïd. chez le Rat. Compt. rend. de la Soc. d. Biol. 1892. Nouvelles recherches s. l. organes thyroïd. des Rongeurs ibid. 1893. Remarqu. s. l'anat. et la physiol. des glandes et glandules thyroïd. Arch. de Physiol. norm. et path. 1893.

10. A. Roud. Contrib. a. l'étude de l'orig. et de l'evolut. de la Thyroïde latérale et des Thymus. Bull. de la Soc. d. Sciences nat. Vol. 36. Lausanne 1900.

11. A. Froriep. Über Anlagen von Sinnesorganen am Facialis etc. Arch. f. Anat. 1885.

12. G. Born. Über die Derivate der embryonalen Schlundbogen und Schlundspalten bei Säugetieren. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 22, 1883.

13. G. A. Piersol. Über die Entwickelung der embryonalen Schlundspalten etc. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1888.

14. A. Prenant. Annal. s. l. développ. d. tube digest. chez l. Mammifères. Journ. de la Anat. et de la Physiol. 1892

15. W. His. Über den Sinus praecervicalis und über die Thymusanlage. Arch. f. Anat. 1886. Schlundspalte und Thymusanlage. Ibid, 1889.

16. N. Katschenko. Das Schicksal der embryonalen Schlundspalten bei Säugetieren. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 30.

17. P. Verdun. Sur les glandules de la thyroïde du chat etc. Compt. rend. de la Soc. Biol. 1896.

18. A. Kohn. Studien über die Schilddrüse. Arch. f. mikr. Anat. 1895.

Erklärung der Abkürzungen.

c.	Carotis.
d.	dorsale Bucht der dritten Schlundtasche.
e.	Epithelkörperchen.
j.	V. jugularis.
K^2.	zweite Kiemenfurche.
K^3.	dritte Kiemenfurche.
K^4.	vierte Kiemenfurche.
L.	Larynx.
l. i.	N. laryngeus inferior.
m.	Epithelhäufchen.
N. v.	Nervus vagus bezw. Ganglion n. vagi.
Oe.	Oesophagus.
Ph.	Pharynx.
r.	Rest der Verbindung zwischen der dritten Schlundtasche und dem Pharynx.
s.	Bläschen des Sinus cervicalis.
s^3.	dritte Schlundtasche.
sch.	Epithelmasse entsprechend der Schlussplatte.
st.	Stiel des Sinusbläschens zum Ectoderm.
T.	Trachea.
t.	Schilddrüse.
t. m.	mittlere Schilddrüsenanlage.
t. l.	seitliche Schilddrüsenanlage.
th.	Thymus.
v.	ventrale Bucht der dritten Schlundtasche.
V.	Verbindungsstück zwischen der dritten Schlundtasche und dem Pharynx.

Erklärung der Abbildungen.

auf den Tafeln I/II. III/IV.

Fig. 1. 4,0 mm langer Embryo. Querschnitt durch die dritte Schlundtasche; dieselbe schliesst an das Ectoderm an, zeigt eine ventrale Nebenbucht und kommuniziert vermittelst eines breiten Übergangsstückes mit der Pharynxhöhle. Vergr. $^{85}/_{1}$. m. Zellhäufchen zwischen der dritten Schlundtasche und dem N. vagus gelegen, welches dorsal in eine Knospe des Ectoderms übergeht.

Fig. 2. 5,5 mm langer Embryo. Querschnitt durch die dritte Schlundtasche. Der Sinus cervicalis ist offen. Vergr. $^{85}/_{1}$.

Fig. 3. Derselbe. Querschnitt 9 Schnitte caudal vom vorigen gelegen. Vergr. $^{85}/_{1}$.

Fig. 4. 5,9 mm langer Embryo. Querschnitt durch die dritte Schlundtasche und das craniale Ende des Sinusbläschens. Das Verbindungsstück zwischen der dritten Schlundtasche und dem Pharynx besitzt nur mehr ein enges Lumen. Die Zellmasse, welche sich von der dritten Schlundtasche zu dem Ectoderm erstreckt, gehört grösstenteils dem cranialen Ende des Sinusbläschens an. Vergr. $^{85}/_{1}$.

Fig. 5. Derselbe. Querschnitt 3 Schnitte caudal vom vorigen gele gen Das Verbindungsstück zwischen der dritten Schlundtasche und dem Pharynx ist obliteriert. Vergr. $^{85}/_{1}$.

Fig. 6. Nicht ganz 6 mm langer Embryo. Querschnitt durch die Thymusanlage und das Bläschen des Sinus cervicalis. Das Verbindungsstück zwischen der dritten Schlundtasche und dem Pharynx ist nur mehr als Rudiment (r) vorhanden. Vergr. $^{85}/_{1}$.

Fig. 7. 6 mm langer Embryo. Querschnitt durch das craniale Ende des Sinusbläschens nnd der Thymusanlage. Von beiden ist nur die Wand getroffen, die Lichtungen treten erst tiefer unten auf. Der epitheliale Verbindungsstrang des Bläschens zum Ectoderm enthält noch ein nach aussen mündendes Lumen (Infundibulum nach His). Vergr. $^{85}/_{1}$.

Fig. 8. Embryo über 6,0 mm lang. Querschnitt durch das craniale Ende der Thymusanlage und des Sinusbläschens. Von der dritten Kiemenfurche ist noch ein Theil vorhanden. Vergr. $^{85}/_{1}$.

Fig. 9. 6,6 mm langer Embryo. Querschnitt durch das obere Ende der Thymusanlage und des Sinusbläschens. Vergr. $^{85}/_{1}$.

Fig. 10. 6,6 mm langer Embryo. Querschnitt durch den Kehlkopf und die seitlichen Schilddrüsenanlagen. Der Verbindungskanal (V) zwischen der Pharynxhöhle und der vierten Schlundtasche ist obliteriert. Vergröss. $^{85}/_{1}$.

Fig. 11. 7,0 mm langer Embryo. Querschnitt durch die bereits vollständig abgeschnürten seitlichen Schilddrüsenanlagen. Vergr. $^{85}/_{1}$.

Fig. 12. 9—10 mm langer Embryo. Querschnitt durch die Schilddrüsenanlagen nahe dem oberen Rand des Isthmus thyreoideus. Vergr. $^{85}/_{1}$.

Fig. 13. Derselbe. Der abgebildete Schnitt liegt 7 Schnitte caudal vom vorigen und trifft von der mittleren Schilddrüsenanlage nur mehr den Isthmus. Die seitlichen Schilddrüsenanlagen überragen caudal die letzteren. Vergr. $^{100}/_{1}$.

Fig. 14. 9—10 mm langer Embryo. Querschnitt durch die Schilddrüsenanlagen. Die seitlichen liegen dorsal und medial von der mittleren. Vergr. $^{85}/_{1}$.

Fig. 15. 10 mm langer Embryo. Querschnitt durch die Schilddrüse. Die an dieser Stelle kompakte seitliche Schilddrüsenanlage ist mit der mittleren Schilddrüsenanlage verwachsen. Vergr. $^{85}/_{1}$.

Fig. 16. Derselbe. Der abgebildete Schnitt liegt cranial vom vorigen und zeigt in der seitlichen Schilddrüsenanlage eine Lichtung. Vergr. $^{85}/_{1}$.

Fig. 17. 11 mm langer Embryo. Querschnitt durch die mit der mittleren Schilddrüsenanlage verwachsenen seitlichen Schilddrüsenanlagen. Vergröss. $^{85}/_{1}$.

Fig. 18. 15 mm langer Rattenembryo. Querschnitt durch die Schilddrüse und das Epithelkörperchen. Vergr. $^{85}/_{1}$.

DIE BESTIMMUNG

DER

FUNCTION DER MUSKELN.

VON

P. LESSHAFT,
ST. PETERSBURG.

Mit 2 Figuren im Text.

Beim Studium des Muskelsystems wird gewöhnlich der Ursprung eines Muskels, seine Insertion und die topographischen Verhältnisse der einzelnen Muskeln erlernt. Beiläufig wird noch die Wirkung dieser Muskeln bemerkt und sie als Flexor, Extensor, Abductor, Adductor und Rotator benannt. Diesen Angaben wird aber gar keine Beziehung zum lebenden Organismus beigefügt. Bis jetzt sind noch keine bestimmten Kriterien aufgestellt, die zur Bestimmung der Wirkung der Muskeln dienen könnten. Es wird nur von der Wirkung der einzelnen Muskeln gesprochen und selten über die Funktion von Muskelgruppen geredet, sodass bis jetzt weder eine spezielle Physiologie des Muskelsystems, noch eine spezielle Physiologie des Nervensystems der Bewegungsorgane existiert. Infolge dessen ist es wohl begreiflich, wenn bei einer Analyse des Ganges des Menschen der Verfasser meint[1]: »Aus einer Bewegung des menschlichen Körpers an sich wird man aber niemals ohne weiteres auf die Thätigkeit bestimmter Muskeln schliessen können, weil wir garnicht wissen können, welche Muskel das Individuum in coordinierte Thätigkeit versetzt. Ein solcher Schluss wäre nur dann zulässig, wenn es nur eine einzige Möglichkeit für das Zustandekommen einer Bewegung gäbe, und das ist sicherlich nicht der Fall«.

Ebenso meint R. F. Fuchs in Hinsicht der Frage, ob man sich: »ein Urteil über die Thätigkeit der hauptsächlich beim Gehen in Frage kommenden Muskelgruppen gewinnen kann?«

[1]) R. F. Fuchs, Der Gang des Menschen. Biologisches Centralblatt, XXI. Bd., No. 23, p. 781.

»Der Lösung dieser letzten Fragen, scheinen mir«, sagt R. F. Fuchs (p. 780), wie schon früher angedeutet, aber unüberwindbare Hindernisse entgegenzustehen. Freilich, wenn man wie Fischer annimmt, dass selbst bei grossen individuellen Verschiedenheiten des Ganges doch die gleichen Muskelgruppen in Thätigkeit treten, dann könnte es auch möglich sein über die Muskelthätigkeit beim Gehen zu einem einigermafsen abschliessenden Urteile zu gelangen. Es handelt sich eben immer wieder um die Frage nach der Zulässigkeit der Hypothese vom typischen Gang. Zweifelsohne wird niemand leugnen wollen, dass zur Ausführung bestimmter Bewegungen der einzelnen Körper- und Extremitätenabschnitte die Thätigkeit bestimmter Muskeln besonders geeignet ist, aber es ist doch ein gewaltiger Unterschied darin gegeben, wenn man annimmt, dass eine bestimmte Bewegung nur durch eine einzige bestimmte Kombination von Muskelaktionen möglich wäre. Verstehe ich Fischer recht, dann neigt er dieser Anschauung zu, welche dem Mechaniker allerdings die geläufige zu sein scheint. Der Physiologe wird sich mit einer solchen Annahme nicht gut befreunden können, denn für ihn bestehen für das Zustandekommen einer coordinierten Bewegung stets mehrere Möglichkeiten. Die Fähigkeit carviiierenden Eintretens einzelner Gebilde für andere ist im allgemeinen sehr weit ausgebildet und kann auch dem Muskelsystem nicht abgesprochen werden, zumal die mechanische Analyse der Muskelfunktionen ergiebt, dass kaum ein Muskel unter allen für ihn möglichen Bedingungen, nur stets ein und dieselbe Bewegung hervorzurufen imstande wäre. Ich verweise z. B. nur auf die Bedeutung der günstigen Stellung eines Gliedes zur Zeit des Kontraktionsbeginns für den Effekt dieser Thätigkeit«.

Das Angeführte entspricht vollständig dem Standpunkte der Physiologie der erwähnten Frage gegenüber. Der beschreibende

Anatom kennt nur das tote Material, der Mechaniker ist weder mit dem lebenden noch mit dem toten Körper genügend bekannt, um die hier existierenden Verhältnisse und Strukturen aufzuklären. Der Physiologe will die Funktion des lebenden Organismus nur mittelst der Experimente erforschen. Jede einseitige nur mittelst einer Methode unternommene Untersuchung ist nicht objektiv genug, um die harmonischen Ausserungen einer Lebenserscheinung zu erschöpfen. Statt Begriffe wird ein »Wort« eingesetzt, um die zu erforschende Kluft zu verdecken. Der Physiologe meint, dass er die Form und Mechanik der Muskelapparate gut umgehen kann und dass eine bestimmte Bewegung nicht durch eine bestimmte Kombination von Muskelaktionen möglich wäre, sondern für ihn bestehen für eine Bewegung mehrere Möglichkeiten die durch das »Coordinations-Centrum« gegeben sind. Wie man sich dieses Centrum vorzustellen hat und wie es auf die einzelnen Muskelgruppen wirken soll, diese Fragen werden ganz übergangen und bei Seite gelassen. Jedenfalls muss das Coordinationscentrum ein mit Bewusstsein begabtes Verstandescentrum sein, welches so komplizierte Verbindungsbahnen hat, wie es ein Verstandescentrum haben muss. Oder sollte das Verstandvermögen nicht an materielle Verhältnisse gebunden sein, sondern eine metaphysische Kraft darstellen, so muss das Coordinationscentrum eine solche metaphysische Kraft besitzen. In letzterem Falle werden Begriffe durch leere »Worte« ersetzt, mit Hilfe deren sich ja alles beweisen lässt.

Vom anatomisch-mechanischen Standpunkte aus ist nur eine Möglichkeit gegeben, dass eine bestimmte Bewegung nur durch eine einzige bestimmte Kombination von Muskelaktionen ausgeführt werde. Nur durch Association der Gesichts- und Tast- mit den kinästhetischen Empfindungen durch fortwährende Übung unterstützt können sich die Kombinationen von Muskelaktionen zweckmässig coordinieren zu einer be-

stimmten Arbeitsleistung; folglich nur durch bewusste Handlungen ist eine Coordination der Bewegungen möglich.

Bei der Analyse der Muskelthätigkeit sind zu unterscheiden innere und äussere Kraftentwickelung. Jede Muskelarbeit, die mit einer Veränderung der Lage des Schwerpunkts verbunden ist, kann nur durch Mitwirkung von äusserer Energie vollführt werden [1]). Die mit der Thätigkeit des Muskelsystems verbundenen Energien sind innere; auf Grund des Beharrungsvermögens [2]) kann der Schwerpunkt eines Körpers, welcher sich in Ruhe befindet, nicht allein durch innere Arbeit in Bewegung gesetzt werden. Die Stütze, auf der der Körper steht, übt eine gewisse Arbeit aus, die als äussere Energie auf den Körper wirkt, sie bringt die Bewegung seines Schwerpunktes zustande. Wenn der Körper in horizontaler Richtung bewegt wird, so übt er durch die Schwere und mit den an der Fusssohle endenden Muskeln einen Druck in der Richtung von vorn nach hinten auf den Boden aus. Nach dem Gesetze des Widerstandes übt der Boden einen ebensolchen Druck, nur von hinten nach vorn, aus; diesen Druck kann man sich aus zwei anderen bestehend denken, von denen der eine vertikal und dem Körpergewicht gleich (oder grösser oder kleiner) ist, der andere aber horizontal ist, dieser letzte bewegt unseren Schwerpunkt in horizontaler Richtung. Die Muskelarbeit ist also als innere anzusehen, wenngleich sie bei jeder mit einer Verschiebung des Schwerpunktes des Körpers verbundenen Arbeit nur durch Hilfe äusserer Energie sich entwickeln kann. Um bei vertikaler Körperstellung irgend eine Arbeit zu leisten, d. h. irgend einen Widerstand zu überwinden, z. B. mittelst der Hand, muss diese Hand

[1]) P. Lesshaft. Grundlagen der theoretischen Anatomie. Teil I. Leipzig 1892, p. 229.

[2]) H. v. Helmholtz, Vorlesungen über die Dynamik diskreter Massenpunkte. Leipzig 1898, p. 26.

in Bezug auf den Schwerpunkt des Körpers sich in der Gleichgewichtslage befinden und muss letzterer dem entsprechend fixiert sein. Im gegebenen Falle muss also die Hand am Vorderarm fixiert sein, der seinerseits sich auf den Oberarm stützen muss; letzterer aber stützt sich durch Vermittelung des Schultergürtels auf die Wirbelsäule, welche ihrerseits über den Beckengürtel und den unteren Extremitäten, die ihre Stütze am Boden haben, fixiert ist. Folglich müssen alle Muskelgruppen an der arbeitenden Hand bis zur Stelle, wo die äusseren Widerstandsenergien wirken, in einem bestimmten, der Arbeit entsprechenden, Kontraktionsgrade bethätigt sein. Alle hier wirkenden Muskelgruppen können genau bestimmt werden und können nicht durch irgend welche andere Gruppen ersetzt werden.

Die im Tierkörper vorkommenden Muskeln können ihrer Form nach in einfache und zusammengesetzte geteilt werden. Die einfachen wurden von J. A. Borelli[1]) aufgestellt, er unterschied Muskeln:

1. mit geraden Fasern,
2. mit schrägen Fasern,
3. mit Fasern, die unter gleichem Winkel zusammentreffen, und
4. mit bogenförmigen Fasern.

Einfache Muskeln sind dadurch charakterisiert, dass ihre Muskelkörper ungeteilt sind; während die zusammengesetzten Muskeln aus Teilen bestehen. Man kann folgende zusammengesetzte Muskeln unterscheiden[2]):

[1]) Joh. A. Borelli, De Motu animalium. Lugduni Batavorum 1710, p. 6.

[2]) P. Lesshaft, Grundlagen der theoretischen Anatomie. Leipzig 1892, p. 253.

1. mit geteiltem Anfang, zwei- und mehrköpfige Muskeln,
2. mit geteilter Insertion, zwei- und mehrgeschwänzte Muskeln,
3. mit quer geteiltem Bauche, zwei- und mehrbäuchige Muskeln,
4. mit längs geteiltem Bauche, zwei und mehr längsteilige Muskeln.

Jede Kraft, die an einem Hebel wirkt, liegt in einer Ebene senkrecht zur Drehungsaxe.[1]) In Hinsicht aller Muskelformen erweist sich, dass: die Funktionen der Muskeln von ihrem Verhältnis zur Achse, um welche sie Bewegungen bewirken, und von ihrem Verhältnis zum Hebel, auf den sie wirken, abhängen. Jede Muskelgruppe durchkreuzt mit ihrer Insertion die Achse der Bewegung unter rechtem Winkel.[2]) So ist z. B. die Beugung eine Bewegung, bei welcher der bewegliche Teil mit der Frontalebene des Körpers oder der Extremität einen Winkel bildet, durch die Streckung wird dieser Teil zurück in die ursprüngliche Lage gebracht.[3]) Die Beugung ist folglich eine Bewegung um eine Querachse des Körpers oder der Extremität, die diese Bewegung vollführende Muskelgruppe muss also vor dieser Querachse oder an der konkaven Seite der Achse gelagert sein, da sie mittelst ihrer Kontraktion den beweglichen Teil nach vorn oder nach der konkaven Seite des Extremitätenteils beugt, und muss mit ihrer Resultierenden diese Querachse unter rechtem Winkel kreuzen. Nur eine solche Muskelgruppe kann diese Beugung vollführen und kann durch keine andere vikariirende Gruppe ersetzt werden. So kann z. B. die Gruppe der

[1]) E. Warburg, Lehrbuch der Experimentalphysik. 5. Aufl., 1901, p. 11.
[2]) P. Lesshaft, Grundlagen, p. 159.
[3]) L. c. Grundlagen, p. 158.

Beuger des Handgelenks und namentlich: die Musc. Flexor carpi ulnaris, palmaris longus und Flexor carpi radialis nur die Beugebewegung im Handgelenk ausführen. Die Sehne des Ulnaris internus geht über ein Sesambein (os pisiforme), mit welchem einige tiefe Sehnenfasern sich verbinden, reicht bis zum Hamulus ossis hamati und inseriert an den Basen der Ossa metacarpi des fünften und vierten Fingers; die Sehne des Radialis internus verbindet sich mit den Fasern des Lig. carpi volare proprium s. transversum und endigt an den Basen der Ossa metacarpi des zweiten und dritten Fingers. Die Sehne des palmaris longus verbindet sich teilweise mit dem Lig. carpi volare transversum, der Hauptteil der Sehne geht aber in die Aponeurosis palmaris über und reicht somit bis zu den Grundteilen des zweiten und fünften Fingers. Die Insertion dieser Muskelgruppe wird also an den Basen der vier Mittelhandknochen und den Grundteilen der vier Finger gelegen sein; die Resultierenden dieser Muskelgruppen geht vor der Querachse des Handgelenkes und kreuzt diese Achse unter einem rechten Winkel. Bei dieser Bewegung nehmen noch die oberflächlichen und tiefen Beuger der Finger und der lange Beuger des grossen Fingers teil. Sie sind vor der Achse des Handgelenks gelegen, gehen über dieses Gelenk und müssen daher bei der entsprechenden Bewegung der Hand teilnehmen. Das kann man gut an jeder nicht fetten Arbeitshand unmittelbar beobachten. Am Kadaver schrumpfen beim Beugen der Hand die Muskeln zusammen, die sich beim Lebenden kontrahieren; dieses kann man gut am Leichnam und beim Lebenden kontrollieren. Wenn die Gruppe der Beuger an der hinteren konkaven Seite der Extremität liegt, wie z. B. die Gruppe der Beuger des Kniegelenks, und namentlich die Mm. biceps femoris, semitendinosus, semimembranosus, gracilis, gastrocnemius et plantaris, so kann die Beugung in diesem Gelenke nur durch diese Gruppe ausgeführt werden und das wie bei oberer Stütze, so auch bei unterer.

Die Sehne des biceps femoris inseriert am Kopfe der Fibula, ein Teil dieser Sehne geht aber weiter nach innen, verschmilzt mit der hier gelagerten Aponeurose und reicht bis zur Tuberositas tibiae, wo die Fasern vertikal mit dem äusseren Rande dieses Knochenvorsprungs verschmelzen. Die Sehne der Mm. semitendinosus und gracilis reichen auch bis zu dieser Knochenrauhigkeit, wo sie sich längs dem inneren Rande vertikal ansetzen. Über dem M. gracilis ist die vertikale Insertion des M. sartorius gelagert. Aus diesem erweist sich, dass die Sehne des biceps femoris mit der Sehne der Mm. gracilis und semitendinosus und der Tuberositas tibiae eine Schlinge bilden, die den oberen Teil des Unterschenkels von vorn umspannt. Die Sehne des Semimembranosus befestigt sich am Condylus internus tibiae und gibt einen Bündel zur hintern Wand der fibrösen Kapsel des Kniegelenks (Lig. popliteum obliquum) ab. Ein Teil des Biceps femoris befestigt sich, wie gesagt, am Kopfe der Fibula. Diese beiden Insertionen mit der beschriebenen Schlinge und den Gastrocnemialmuskeln, nebst den Plantaris, geben eine Resultierende, die in ihrem Verlauf die Querachse des Kniegelenks kreuzt, hier als Beugergruppe dient und durch keine andere Muskelgruppe ersetzt werden kann. Ist der Unterschenkel gebeugt, so ist im Kniegelenk auch eine Bewegung um eine vertikale Achse möglich, eine Rotation nach aussen und eine Rotation nach innen. Die letzte Bewegung wird bei der oberen Stütze, durch die Mm. sartorius, gracilis und semitendinosus ausgeführt, sie befestigen sich vertikal am innern Rande der Tuberositas tibiae und kreuzen mit dieser Insertion die Vertikalachse von innen. Bei dieser Bewegung nimmt noch der M. semimembranosus, der M. popliteus und der innere Kopf des Gastrocnemius teil; bei der oberen Stütze begibt sich der innere Kopf des Gastrocnemius von oben nach unten und von innen nach aussen, in der Richtung zur Mittellinie des Unterschenkels; der M. popliteus geht bei dieser Lage von oben

nach unten und von aussen nach innen; die Fasern dieser zwei Muskelteile bilden einen nach innen offenen Winkel, die Resultierende dieser Muskelteile geht somit von innen nach aussen und kreuzt von innen die vertikale Achse unter einem rechten Winkel. Das Verhältnis dieser Muskeln zur Achse der Bewegung lässt sich leicht graphisch darstellen, ebenso kann es an einer toten Extremität gut demonstriert werden, bei der Rotation des Unterschenkels nach innen. — Die Rotation des Unterschenkels nach aussen wird durch den Biceps femoris ausgeführt, der durch eine Insertion am Schienbein die Bewegungsachse bei der Rotation von aussen kreuzt; noch beteiligt sich bei dieser Bewegung der äussere Kopf des Gastrocnemius.

Alle diese Bewegungen im Kniegelenk können durchaus durch keine andere Muskelgruppe oder Muskelorgane vollführt werden und kein Gehirncentrum oder Nervenapparat kann durch irgend einen andern Mechanismus diese Funktion der angeführten Muskel vicariirend ausführen. Nur ist zu bemerken, dass diese Muskelgruppen, allein genommen, ihre Arbeit nicht ausführen können, dazu ist unbedingt nötig, dass das Schenkelbein im Hüftgelenk durch die hier wirkenden Muskelgruppen befestigt wird, ebenso müssen alle Muskelgruppen der anderen unteren Extremität, auf welchen der Körper gestützt ist, bis zum Fussboden, verhältnismäfsig kontrahiert sein, sodass man nach dem Grade der Kontraktion z. B. der Wadenmuskeln der gestützten Extremität, den Grad der Arbeit bestimmen kann, die die analysierten Muskelgruppen auszuführen haben. Alles das erweist sich auf Grund des angeführten Beharrungsvermögens der Masse und kann an jedem lebenden Körper demonstriert und kontroliert werden. Ausser Reflexwirkung ist hier kein anderes Coordinationscentrum nötig, hier haben wir nur mit dynamischen Verhältnissen zu thun, die eine Kette von Mitwirkungen fordern, ohne welche die erforderliche Arbeit nicht möglich ist.

Bei der Analyse der angeführten Muskelformen erweist sich bei den einfachen Muskelformen:

1. Muskeln mit geraden parallelen Fasern haben stets linearen Ursprung und lineare Insertion; ihre Resultierende kann nur eine Achse unter rechtem Winkel durchschneiden; daher wirken sie stets nur in einer Richtung. Als Beispiel solcher Muskeln können dienen: der M. arytaenoideus transversus nähert bei seiner Contraction die beiden Giessbeckenknorpel; die M. recti oculi externi et interni wirken um eine vertikale Achse und ziehen den vorderen Pol des Auges nach aussen und innen; bei einer kleinen Abweichung der Lage dieser Muskeln vom horizontalen Meridian, sodass die Insertion der Muskeln nicht eine vertikale, sondern etwas schief gestellte Achse kreuzt, so dass die Bewegungen nicht genau in der Richtung des horizontalen Meridians, sondern schief, höher oder niedriger von diesem Meridian ausgeführt werden; der M. quadratus femoris, dessen Fasern auch meist parallel gehen vom äusseren Rande des Sitzhöckers zur Linie intertrochanterica. Die Insertion des Muskels kreuzt die vertikale Achse des Hüftgelenks von hinten und aussen, rotiert folglich das Bein in diesem Gelenke nach aussen.

2. Muskeln mit schrägen parallelen Fasern haben meist auch linearen Ursprung und lineare Insertion, ihre Resultierende kann gleichfalls nur eine Achse durchschneiden. Aber ausser der Bewegung in der Richtung der Resultierenden kann der bewegliche Teil noch parallel dem Ursprung und senkrecht zum Ursprung genähert werden; wenn der Richtung der Resultierenden sich ein vertikaler oder horizontaler Widerstand entgegenstellt. Als Beispiel solcher Muskeln können dienen: die Rautenmuskeln (M. rhomboidei minor et major), die das Schulterblatt nach oben und innen ziehen; mit den Mm. trapezius, levator anguli scapulae, latissimus dorsi ergibt sich eine Resultierende, die den hinteren Rand des Schulterblattes

unter einem rechten Winkel kreuzt, und daher diese Knochen gerade nach innen, zu den Dornenfortsätzen der Wirbelsäule zieht. Noch erweisen sich als Muskeln mit schrägen parallelen Fasern: die Zwischenrippenmuskeln, der serratus post. sup. et inf.; der Semimembranosus etc. Der letzte Muskel nimmt bei oberer Stütze, bei der Beugung im Kniegelenk, bei der inneren Rotation in diesem Gelenke Anteil; bei unterer Stütze beteiligt sich dieser Muskel an der Streckung des Körpers im Hüftgelenke.

3. Die Muskeln mit unter gleichem Winkel zusammentreffenden Fasern. Diese Muskeln bieten eigentlich keinen eigenen Muskeltypus dar; sie stellen ihren mechanischen Eigenschaften nach eine Verbindung zweier Muskeln des vorhergehenden Typus dar. Hier werden sie nur deshalb erwähnt, weil sie bei A. Borelli[1] und S. Haughton[2] als ein besonderer Typus der einzelnen Muskeln angeführt werden; sie werden gefiederte Muskeln genannt. Bei diesen Muskeln treffen zwei Teile unter gleichem Winkel an der Insertion zusammen. Der bewegliche Teil, wo diese Muskeln inserieren, kann sich in vertikaler Richtung von der Insertion zur Mitte des Ursprungs bewegen; ausserdem kann der bewegliche Teil nach der einen oder anderen Seite wie auch um eine Reihe schräger Achsen sich verschieben. Die Resultierende einer jeden Hälfte dieses Muskels kann in eine in vertikaler und eine in horizontaler Richtung wirkende Kraft zerlegt werden, die ersten Kräfte beider Hälften summieren sich, die zweiten aber sind einander entgegengesetzt und heben entweder einander auf, oder spannen den beweglichen Teil, wenn er biegsam ist. Infolgedessen geht bei solchen Muskeln ein Teil der Kraft verloren, dafür gewinnen sie aber an Mannigfaltigkeit der Funktion, was sie an Kraft

1) De motu animalium. 1710.

2) Principles of animal mechanics. Loodon 1873.

verlieren. In allen diesen Muskeln kann ein Knochen oder ein biegsamer Fortsatz desselben als Sehne, Sehnenausbreitung, oder Sehnenbogen als Ursprung und als Ansatz dienen. Als Beispiel solcher Muskeln können angeführt werden: der beiderseitige M. mylo-hyoideus, m. supraspinatus.

4. Die Muskeln mit bogenförmigen Fasern, hierher gehören die Schliessmuskeln der Aus- und Eingangsöffnungen. Sie entspringen gewöhnlich direkt oder mit Vermittelung von biegsamem Gewebe am Knochen. Die Knochenstütze kann von einem fixen Punkt, welcher durch von drei Seiten unter gleichem Winkel an ihn herantretende Muskeln in seiner Lage festgehalten wird, ersetzt werden; ein Beispiel dafür bilden z. B. die Mundöffnung und den Anus umgebenden Muskeln. Bei der Kontraktion werden diese Muskeln kürzer, nehmen eine mehr gerade Richtung an und nähern oder pressen dadurch die Ränder derjenigen Öffnungen, die sie umgeben, aneinander. Diese Muskeln drücken, indem sie sich kontrahieren, die zwischen ihnen gelegenen Teile zusammen, wobei sie fast parallel dem Widerstande angreifen; deshalb können sie nur geringe Kraft entfalten, dafür aber mit verschiedener Kraft auf die einzelnen Teile der den Widerstand erzeugenden Körper wirken und sie längs dem Rande fortbewegen. Als Beispiel solcher Muskeln kann der M. orbicularis oculi dienen.

Alles hier über die einfachen Muskeln Gesagte hat gleiche Geltung auch für die zusammengesetzten Muskeln, welche sich durch grössere Variationen ihrer Funktion, durch verhältnismäfsig grössere Kraftentwickelung und durch einen grösseren Bewegungsbogen auszeichnen. Bei der Analyse dieser Muskeln erklärt sich ihre Funktion gleichfalls aus dem Verhältnisse der Insertion zur Bewegungsachse, die von der Insertion unter einem rechten Winkel gekreuzt wird. Doch ist hier noch der Anfang des Muskels oder seine Stützfläche am Knochen, ebenso wie der Bauch des Muskels zu berücksichtigen. Diese Teile

haben es mit der zu entwickelnden Kraft des Muskels und mit der Grösse oder dem Bogen der Bewegung zu thun. Gewöhnlich wird in der Physiologie die Kraft eines Muskels durch dessen physiologischen Querschnitt bestimmt, während in der Wirklichkeit ausser dem Querschnitt noch die Grösse der Wirkungs- oder Widerstandsfläche, ebenso wie die in der gegebenen Zeit verbrauchte Quantität des Nährmaterials hier Bedeutung haben und auf die Kraftentwickelung wirken, endlich wirkt hier noch das Verhältnis der Insertion des Muskels zum Hebel, auf den der Muskel wirkt. Die Wirkungsfläche ist von den Anfangsteilen der Muskeln oder Muskelgruppen begrenzt. Die Widerstandsfläche des menschlichen Körpers ist durch ein Parallelogramm gegeben, dessen seitliche Grenzen durch die Längsachsen der Füsse begrenzt werden, und in deren Mitte die Schwerlinie des Körpers fällt, je mehr die Füsse von einander entfernt sind, desto grösser ist das Parallelogramm oder die Widerstandsfläche des Körpers. Ebenso ist es auch mit den Anfangsteilen der mehrköpfigen Muskeln. Nach dem dritten Newton'schen Axiome können[1]) alle Naturkräfte auf Wirkungen zurückgeführt werden, welche zwischen jedem Paar von Massenpunkten beständen und zwar in Gestalt von Kräften, welche in Richtung der gradlinigen Verbindung des Paares wirken, also als Abstossungs- oder Anziehungskräfte zu bezeichnen sind, je nachdem sie den Abstand der beiden Massen zu vergrössern oder zu verkleinern streben. Greift man ein Paar von den Punkten heraus, so erfährt ein jeder eine Kraftwirkung durch den andern, diese beiden Kräfte pflegt man durch die Bezeichnung »Wirkung« und »Rückwirkung«, »aktiv« und »reaktiv« in gegensätzliche Verbindung zu bringen und über diese beiden Kräfte sagt Newton: »Actioni contrariam

[1]) H. von Helmholtz, Vorlesungen über theoretische Physik, Bd. I, Leipzig 1898, p. 140—141.

semper et aequalem esse reactionem, sive corporum duorum actiones in se mutuo semper esse aequales et in partes contrarias dirigi«. Auf Grund dieses Axioms ergibt sich die Bedeutung der Wirkungsfläche — je grösser sie ist, desto grösser ist die Rückwirkung und die Möglichkeit eine grössere Kraft zu entwickeln, bei gleichem physiologischen Querschnitt des Muskels oder der aktiven Muskelgruppe. Ausser der Wirkungsfläche zwischen dem Anfangsteile des Muskels erzeugen bei der Kontraktion des Muskels einen Widerstand noch die den Muskel umgebenden Nachbarorgane, wie: Muskeln, Aponeurosen, intermuskuläre Bänder, Knochen und Gelenke. Die Muskeln werden so eng von den Aponeurosen umfasst, dass bei Trennung einer Aponeurose am Lebenden die Wundränder auseinandergehen und der Muskelkörper sich zwischen diesen Rändern ausbaucht. Die Aponeurosen sind membranöse Fortsätze der Knochen, sie entspringen und enden am Knochen, sie sind um so fester, je stärker die unter ihnen befindlichen Muskeln sind und je weniger Widerstand den letzteren die sie umgebenden Teile leisten. Man kann in ihnen stets Fasern wahrnehmen, welche die darunter liegenden Muskelfasern unter rechtem Winkel durchkreuzen. Sie verschmelzen gewöhnlich mit den von ihnen umhüllten Sehnen und mit den zwischen den Muskeln befindlichen Sehnenscheidewänden.[1]) Auf Grund dieser allgemeinen Charakteristik sind die Aponeurosen überall a priori zu bestimmen, wenn nur die in der gegebenen Region gelagerten Knochen, Gelenke, Muskeln, Gefässe und Nerven bekannt sind. Die Kraft des Muskels wird folglich ausser vom physiologischen Querschnitte noch von der Anfangs- und der seitlichen Widerstandsfläche bestimmt. Der Muskel kann um so mehr Kraft entfalten, je grösser und fester seine Stütze ist und je mehr Fasern er enthält. Bei gleicher Zahl der Fasern wird die Kraft-

[1]) P. Lesshaft, Grundlagen l. c. p. 269.

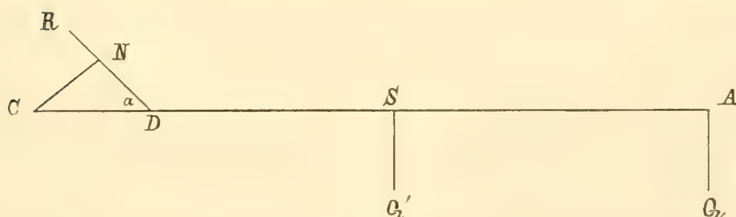
entwickelung des Muskels grösser, bei Vergrösserung der Widerstandsfläche und umgekehrt kleiner, bei Verminderung dieser Fläche. Ebenso wie die Kraftentwickelung eines Menschen sich vergrössert, sobald er seine Füsse auseinander spreizt und sich an einer Seitenwand anlehnt. Als Stütze für die einzelnen Muskeln kann die Oberfläche eines Knochens, einer Sehne, oder Sehnenausbreitung, oder ein Muskel- oder Muskelsehnenbogen dienen, wie z. B. der M. soleus mit der Achillessehne und die über diese Bogen wirkenden Mm. gastrocnemiis. Je fester, stärker und unbeweglicher die Stütze, je mehr kontrahirt der Muskel und gespannt die Sehne ist, um so mehr Kraft kann der wirkende Muskel entfalten und umgekehrt.

Die Kraft welche von den Muskeln bei ihrer Wirkung auf den der Extremität als Grundlage dienenden Hebel entwickelt wird, kann durch folgende Formel bestimmt werden:

$$Q = \frac{R.\ CD.\ \text{Sin}\ a - Q'\ CS.}{AC}$$

Hierbei bezeichnet Q (Fig. 1) die Last, welcher der gegebene Muskel bei gewissen mechanischen Bedingungen seiner Aktion das Gleichgewicht halten kann, R die Resultierende der hier angreifenden Muskelbündel, CD die Entfernung zwischen dem Stützpunkt des Hebels und dem Angriffspunkt der Resultierenden der Muskelbündel, a den Winkel, unter dem der

Fig. 1.



Muskel am Hebel angreift, Q' das Gewicht der ganzen Extremität, CS die Entfernung vom Stützpunkt des Hebels bis zum

Schwerpunkt desselben, AC die Länge des Hebels. Aus der angeführten Formel folgt, dass die Kraft des Muskels der Differenz der Produkte — desjenigen aus der Resultierenden der Bündel, der Entfernung zwischen dem Angriffspunkt und Stützpunkt und dem Sinus des Winkels, unter dem die Resultierende an den Hebel herantritt, und desjenigen aus dem Gewicht des gegebenen Hebels und der Entfernung zwischen Schwerpunkt und Stützpunkt, dividiert durch die Länge des Hebels, gleich ist.[1])

Die Kraft des Muskels wird noch erhöht durch die Anstrengung, mit der der Muskel wirkt, d. h. durch Erhöhung des in einer bestimmten Zeit zugeführten Nährmaterials. Erhöhte Reizung des Muskels erzeugt auf reflektorischem Wege erhöhte Zufuhr, folglich auch eine erhöhte Ausgabe, mit der eine ihr entsprechende Kraftentwickelung verbunden ist. Eine erhöhte chemische Energie des Muskels muss eine Erhöhung der Leistung bedingen.

Auf Grund der angeführten Sätze lassen sich die zusammengesetzten Muskeln analysieren. Mehrköpfige Muskeln sind mit einer vergrösserten Widerstandsfläche verbunden, mehrschwänzige Muskeln zeichnen sich durch ihre Insertionen an zwei oder mehreren Teilen aus, können folglich in ihrer Funktion sehr variiren; mehrbäuchige Muskeln mit queren Inskriptionen d. h. mit vermehrter seitlicher Widerstandsfläche im langen Muskelkörper, machen Bewegungen längs einem grossen Bogen bei summierter Kraftentwickelung möglich; Muskeln mit längsgeteiltem Bauche stellen eine Verbindung von einer grossen Zahl Muskelbündel in einem verhältnismäfsig kleinen Umfange dar, können folglich mit einer grossen Spannung wirken.

[1]) P. Lesshaft. Grundlagen l. C. pag. 233—234.

1. Die mehrköpfigen Muskeln, die sich durch ihre verhältnismässig grosse Kraftäusserung auszeichnen, sind sehr verbreitet im Tierreiche. Als Beispiel solcher Muskeln kann beim Menschen der vierköpfige M. extensor cruris dienen. Bei oberer Stütze beginnt der Muskel mit einem oberflächlichen gefiederten langen Kopfe (m. rectus femoris) und einem tiefen Kopfe (m. vastus), der mit einem lateralen (m. vastus externus), medialen (m. vastus internus) und einem mittleren Teile (m. vastus medius) von der entsprechenden Fläche des Schenkelbeines seinen Ursprung nimmt. Die Widerstandsfläche dieses Muskels erstreckt sich von der Spina anterior inferior ilei, längs dem Rande der Pfanne, entsprechend dem Darmbeine, wo der lange Kopf beginnt, dann an der äusseren, vorderen und inneren Fläche des Schenkelbeins mit den Ligg. intermuscularia externum et internum, wo der tiefe Kopf seinen Ursprung nimmt; diese Fläche beträgt 274,61 qcm. Die Muskelfasern eines jeden von diesen Teilen gehen in eine starke Sehne, in der sich die Kniescheibe befindet, über; die Spitze der Sehne reicht nach oben bis über die Mitte des Schenkels hinauf, in sie gehen die Muskelbündel aller Teile über. Der physiologische Querschnitt aller Muskelbündel beträgt = 81,7 qcm. Die Kniescheibe wird in ihrer Lage durch die Ligg. patellaria laterale et mediale erhalten, diese fibrösen Bänder gehen zur Tuberosität des Condylus externus et internus femoris und verschmelzen mit der Aponeurose des Muskels. Die Sehne inseriert unter dem Namen des Lig. patellare proprium an der Tuberosität des Schienbeins. Die Kniescheibe als Sesamknochen macht es möglich die Insertion fester an den darunter liegenden Knochen anzudrücken und dadurch die Kraft des Muskels am Schienbeine vorteilhafter anzusetzen. Die Insertionsfläche des Muskels ist = 96,86 qcm. Bei unterer Stütze, das heisst beim befestigten Schienbeine und Schenkelbeine bilden der tiefe Kopf mit der Sehne des Muskels einen stärkeren Muskelsehnenbogen, die Widerstands-

fläche ist jetzt 274,61 qcm und der oberflächliche Kopf inseriert am Becken, kreuzt die Querachse des Hüftgelenks und nimmt Teil an der Beugung des Beckens, besonders wenn beim Stützen auf beide Kniee die paarigen Muskeln zugleich wirken. Die Insertionsfläche ist jetzt = 27,6 qcm. Aus der Analyse dieses Muskels ergibt sich die Bedeutung der zusammengesetzten Muskeln, eine grössere Widerstandsfläche und die Möglichkeit der Bewegung längs einem grossen Bogen mittelst verhältnismässig kurzer Muskelbündel; die Länge der Muskelfasern dieses Muskels ist im Durchschnitt = 11,3 cm. Die Möglichkeit der Bewegung in zwei und mehreren Gelenken, über die die Muskeln gehen. Dieser Muskeltypus ist sehr verbreitet im Tierreiche; je kräftiger das Tier, je einförmiger die Bewegungen und je kleiner die Bewegungsbögen, desto mehr membranöse Verbindungen erweisen sich zwischen den Muskelkörpern; die Isolierung der Bewegung ist begrenzt, die Muskeln sind verhältnismässig arm an Gefässen und Nerven; die Bewegungen sind träge, anhaltend und kräftig.

2. Mehrschwänzige Muskeln zeichnen sich durch simultane Bewegungen mehrerer Teile oder durch Variation der Bewegungsform aus. Hieher gehören die Muskeln der vier äusseren Finger, des geteilten Hufes u. s. w. Von den übrigen Muskeln kann als Beispiel dienen der M. biceps brachii mit dem Muskel coraco-brachialis, das sind nicht geteilte Muskeln, sondern ein einziger zusammengesetzter Muskelkörper, der dreiköpfig und dreischwänzig ist und nicht Biceps, sondern nur Triceps genannt werden kann. Dieser Muskel überbrückt das Schulter-Ellbogen- und Radio-Ulnargelenk. Er nimmt Anteil bei der Beugung und Rotation im Schultergelenk, leistet hier Widerstand bei der Adduction und Extension, ferner ist er beteiligt bei der Beugung im Ellenbogengelenke und bei der Rotation im Radio-Ulnargelenke. Der M. coraco-brachialis ist mit dem sogenannten kurzen Kopfe des Biceps durch eine Sehne verbunden und kann vom letzteren

Kopfe nur abgeschnitten und nicht abpräpariert werden. Es muss daher ein langer oder äusserer Kopf, ein mittlerer oder kurzer Kopf und ein innerer Kopf eines Triceps brachii unterschieden werden. Der sogenannte M. triceps brachii ist in Wirklichkeit ein vierköpfiger Muskel, der vierte Kopf ist der Aneoneus quartus, jetzt wird vom Triceps brachii und Aneoneus quartus gesprochen, folglich von einem dreiköpfigen Muskel mit einem vierten Kopfe. richtiger wird man von einem vierköpfigen Muskel, quadriceps brachii, reden, wie es der Wirklichkeit entspricht, analog dem quadriceps cruris. Der äussere Kopf des Triceps brachii beginnt am Schulterblatt an dem Höcker über der Mitte der Gelenkpfanne und am oberen Teile des Knorpelrandes dieser Pfanne; dieser Kopf geht von oben bogenförmig über das Schultergelenk, indem er dem Kopf des Oberarmbeins und der Rinne zwischen den Tubercula und Spinae dieses Knochens anliegt. Diese Sehne geht dann in den Muskelbauch über, welcher am unteren Drittel des Humerus durch Vermittelung eines Sehnenstreifens mit dem mittleren Kopf verschmilzt. Der mittlere Kopf (caput-breve M. bicipitis auct) entspringt am äusseren Teil der Spitze des Rabenschnabelfortsatzes und an dessen fibröser Verlängerung, die sich zwischen diesem und dem inneren Kopfe lagert; seine Muskelfassrn verlaufen nach unten und ein wenig nach aussen, indem sie im unteren Drittel des Humerus mit dem langen Kopf verschmelzen. Der innere Kopf oder der sogenannte M. coraco-brachialis nimmt nach innen vom kurzen Kopfe an der Spitze des Rabenschnabelfortsatzes und des von hier ausgehenden Sehnenstreifens seinen Anfang, setzt sich nach unten fort und heftet sich in longitudinaler Richtung an das mittlere Drittel des inneren Humerusrandes an. Der äussere und mittlere Kopf verbinden sich zu einer gemeinsamen Sehne, die sich über das Ellbogengelenk hinweg begiebt, sich dann wieder teilt und nach der radialen und ulnaren Seite hin verbreitet; der erste Schenkel heftet sich mit seiner Sehne in

longitudinaler Richtung an den hinteren Rand des Tuberculum und an die hintere Fläche des Radius auf einer Fläche von 1,95 qcm, der zweite, ulnare Schenkel, wendet sich als Sehnenausbreitung nach der ulnaren Seite des Vorderarms und geht hier in die Aponeurose des Vorderarms über, er inseriert auf einer Fläche = 3,34 qcm. Wenn dieser Muskel am Vorderarm angreift, so wird seine Stütze durch die Entfernung zwischen dem oberen Teile der Schultergelenkpfanne, der Spitze des Rabenschnabelfortsatzes und dem von hier aus zum mittleren Drittel des inneren Humerusrandes gehenden Muskelbogen bestimmt, diese Widerstandsfläche ist = 22,74 qcm. Der physiologische Querschnitt des Muskels ist = 5,9 qcm, die Länge seiner Fasern = 16,3 (von 12—23,5) cm. Als untere Stütze, welche bei der Fixierung der Extremität auf der Hand wirken muss, dient die Fläche zwischen der Anheftungsstelle der divergierenden Schenkel des M. triceps am Vorderarm; und der Anhaftungsstelle des inneren Kopfes (M. coraco-brachialis) am Rande der Mitte des Oberarmbeins, die Fläche ist = 49,45 qcm. Die Angriffsfläche ist in diesem Falle am oberen Teile der Gelenkpfanne des Schultergelenkes und an der Spitze des Rabenschnabelfortsatzes der Scapula, diese Fläche ist = 7,28 cm. Der lange oder äussere Kopf dieses Muskels dient dem sphärischen Schultergelenk als Gewölbebogen und vergrössert hier bei der Streckung und der Adduktion die Stütze. Alle Köpfe zusammen durchkreuzen mit ihrer resultierenden die transversale Achse des Schultergelenkes und nehmen daher an der Beugung in diesem Gelenke teil. Bei oberer Stütze bewirkt der innere Kopf, da er mit seiner resultierenden die verticale Achse des Gelenkes schneidet, Supination des Armes. Bei der Pronation des Vorderarms ist die ulnare Sehne schlaff, die radiale ist aber gespannt und trifft die Längsachse des Radio-ulnargelenkes unter rechtem Winkel; bei der Contraction des Triceps brachii in dieser Lage supiniert der Muskel den Vorderarm. Beim aus-

gestreckten Vorderarm und unbeweglichen Ellbogen-Gelenke rotiert der contrahierte Muskel die ganze Extremität nach aussen, da der verticale Ansatz des inneren Kopfes (M. coraco-brachialis) und die radiale Sehne am Radius die verticale Achse der Extremität rechtwinkelig durchkreuzen. Gegen Ende der Supination des Vorderarms sind beide Sehnen des Triceps brachialis gespannt; ihre Resultierende durchkreuzt die transversale Achse des Ellenbog-Gelenkes, infolge dessen beugt der Muskel den Vorderarm. Aus diesem Beispiel erweist sich, welche Bedeutung die zusammengesetzten Muskeln im menschlichen Organismus haben. Durch sie ist es möglich bei verhältnismässig kleinem physiologischem Querschnitte dauernde Kraft zu entwickeln, Bewegungen bei verhältnismässig kurzen Fasern in grossem Umfange zu vollführen und überhaupt die Bewegungen sehr zu variieren und mittelst eines Muskelkörpers verschiedener Formen der Bewegung in mehreren Gelenken zu erzielen. Alles dieses kann nur mittelst der zusammengesetzten Muskeln erreicht werden, bei ihnen ist eine sehr genaue Analyse ihrer Funktion möglich. Ohne eine solche Analyse ist ein Verständnis der Funktion dieser Muskeln beim Lebenden nicht denkbar. Alle hier angeführten Funktionen können noch mittelst Sektion der Nerven am Lebenden kontrolliert werden.

3. Muskeln mit quer geteiltem Bauche, zwei oder mehrbäuchige Muskeln, d. h. Muskeln mit vergrössertem Seitenwiderstande. Diese Muskeln werden durch quere oder schiefe Sehnenstreifen oder Sehnenschichten geteilt, welche mit den sie umgebenden Muskelscheiden verschmelzen. Durch die so gegebene Widerstandsfläche summieren sich die physiologischen Querschnitte der so geteilten Muskelbäuche und der Muskel kann eine verhältnismässig grosse Kraft entwickeln. Wenn nicht geteilte Muskelbündel vorkommen, so können sie durch ihre Länge, wie überhaupt der ganze Muskel, Bewegungen längs einem grossen Bogen vollführen. Überhaupt erweisen sich solche sehnige

Inscriptionen wie membranöse Rippen oder Platten, je stärker gespannt, desto grösseren Widerstand leistend. Zu diesem Muskeltypus gehören z. B. die Mm. recti abdominis, der M. semitendinosus, Mm. complexus maj. et min., biventer cervicis, M. digastricus maxillae infer.

4. Muskeln mit längsgeteiltem Bauche bestehen aus zwei oder mehreren längs gelagerten Muskelkegeln, welche keilartig gegen einander gelagert sind; von den Spitzen dieser Kegel dringen Sehnen in sie hinein, von welchen die Muskelfasern allerseits ausgehen. Eine solche Anhäufung von Muskelfasern in einem verhältnismässig geringen Volumen ergiebt einen sehr grossen physiologischen Querschnitt dieser Muskeln bei gewöhnlich geringer Stütz- und Angriffsfläche; daher können solche Muskeln sowohl mit allen ihren Teilen, als auch einzeln mit grosser Spannung wirken. Die von solchen Muskeln bei linearer Stütze und geringer Angriffsfläche ausgeführten Bewegungen zeichnen sich durch grosse Gewandtheit (d. h. zielentsprechend und schnell) aus, ausserdem sind hier grosse Variationen und Übergänge in den Bewegungen möglich. Diese Muskeln sind immer reicher an Gefässen und Nerven, da jeder Conus ein besonderes Gefäss und einen besonderen Nerv enthält. Solche Muskeln kommen meist an sphärischen oder freien und an zusammengesetzten Gelenken vor, besonders an der Stütze langer und sehr beweglicher Hebel, wie z. B. am Schultergelenke. Als Beispiel dieses Muskeltypus kann der M. deltoideus dienen, (seine obere Stützfläche an der Scapula und dem Schlüsselbeine ist = 21 qcm, die mittlere Länge der Muskelfasern = 11,5 cm); der M. subscapularis, (seine obere Stütze ist = 83,77 qcm, seine Insertionsfläche = 4,60 qcm, der Muskelquerschnitt = 17,9 qcm, die Länge der Muskelfasern = 7 cm); der M. pronator quadratus (seine Stützfläche an der Ulna ist = 5,56 qcm, seine Insertionsfläche am Radius = 9,91 cm, der Quadratdurchmesser = 3,3 qcm, die Länge seiner Faser 3,1 cm) der M. masseter.

Beim Vergleiche der Thätigkeit der verschiedenen Teile des menschlichen und tierischen Organismus erweist sich, dass die Form der Muskel dieser Teile sich scharf unterscheidet und man hier leicht den Typus der kräftigen Muskeln von dem Typus der gewandten Muskeln unterscheiden kann. Die ersteren sind sehr ausgesprochen bei den Dickhäutern und Wiederkäuern, die zweiten bei den Halbaffen, z. B. beim Koboldäffchen (Tarsius spectrum). Beim Menschen sind die Muskeln des ersten Typus besonders an den unteren Extremitäten und den Muskeln des Rückens gut ausgesprochen, während die Muskeln des Auges, des Gesichts, des Rumpfes, der oberen Extremität meist zu dem zweiten Typus gehören.

Beim Vergleiche der Thätigkeit verschiedener Teile der Bewegungsorgane des menschlichen Körpers erweist sich ein scharfer Unterschied in der Funktion der oberen und unteren Extremitäten. Die letzteren erweisen sich als feste Stützen, sie ermüden nicht leicht, sie können verhältnismässig eine grosse Kraft entwickeln, nur sind die Variationen der hier existierenden Bewegungen gewöhnlich beschränkter, weniger rasch und können weniger vollständig dem zu bewältigenden Widerstande angepasst werden. An der oberen Extremität beobachtet man andere und teilweise sogar entgegengesetzte Erscheinungen; hier charakterisieren sich die Bewegungen durch grössere Mannigfaltigkeit und zahlreiche Übergänge auf Kosten der zu entwickelnden Kraft und Festigkeit; die Bewegungen können mit grösserer Schnelligkeit und Bestimmtheit ausgeführt werden; bei ihrer Funktion ermüdet jedoch die Extremität leicht, da die hier wirkenden Muskeln mit grosser Spannung wirken müssen.

Diese Beobachtungen lassen sich, wie aus der Vergleichung der Verhältnisse der Muskelgewichte zu den Knochen, so auch aus den Unterschieden der Widerstands- und Insertionsfläche und aus dem Querschnitte der Muskeln der oberen und unteren Extremität erklären. Nach den Untersuchungen von Dr. J. J.

Zuran[1]) erweist sich, dass an der unteren Extremität sich die Muskeln mit ihren Sehnen zu den Knochen und Bändern sich wie 1000 : 519,8 verhalten, während die Muskeln ohne Sehnen sich zu den Knochen une Bändern, wie 1000 : 531,6 verhalten. An der oberen Extremität ist das erste Verhältnis wie 1000 : 327,73, das letztere wie 1000 : 330,8. Hieraus ersieht man bereits, wie das relative Gewicht der Muskeln an der oberen Extremität im Vergleich zur unteren, wo im Gegenteil mehr harte Stützteile sind, überwiegt. Die Funktionsverschiedenheit der oberen und unteren Extremität wird ebenso durch das gegenseitige Verhältnis der Muskelgruppen der einen und der anderen Extremität bestätigt. Aus den Beobachtungen und Untersuchungen am Lebenden erweist sich, dass mittelst der Beuge- und Streckmuskeln man verhältnismässig die grösste Kraft entwickeln kann[2]) und dass diese Bewegungen leichter auszuführen sind, als andere Bewegungsformen. Die Beugung und Streckung ist eine sehr verbreitete Bewegungsform im Tierreiche. Im Gegenteil zeichnen sich die Rotationsmuskeln durch grössere Gewandtheit, d. h. grössere Zweckmässigkeit und Schnelligkeit der Aktionen aus, mit diesen Muskeln können die Bewegungen leichter dem Widerstande angepasst werden. Die Thätigkeit der rotierenden Muskel ist mit grösserer Anstrengung verbunden, sie ist schwerer ausführbar, muss meist erst durch Übung gelernt werden und ist weniger im Tierreiche verbreitet. Beim Vergleich dieser Muskeln an den unteren und oberen Extremitäten erweist sich nach den Messungen der Brüder Weber[3]) an zwei Extremitäten das Gewicht der Streckmuskeln zum Gewichte der Beugemuskeln an der unteren Extremität, wie 2913,75 : 1320,85, oder wie 1 : 0,574;

1) Über das Verhältnis der Muskelantagonisten der Extremitäten des menschlichen Körpers. St. Petersburg 1882 (russisch).

2) P. Lesshaft, Grundlagen I., pag. 158—159.

3) Die Mechanik der menschlichen Gehwerkzeuge. Göttingen 1836. pag. 218.

nach den Messungen von Dr. Zuran (an zehn Extremitäten) wie 3293,88 : 1803,28 oder wie 2 : 1. Für die obere Extremität ergeben die Messungen von Dr. Zuran, dass die Streckmuskel sich hier zu den Beugemuskeln wie 1 : 1,042 verhalten. An der oberen Extremität sind folglich etwas mehr Beugemuskeln als Streckmuskeln; es überwiegen also nicht die die Extremität streckenden und eine feste Stütze schaffenden Muskeln, wie an der unteren Extremität. Nun ist aber das Gewicht der Muskeln, welche Rotation ausführen, an der oberen Extremität bedeutend grösser. Nach Dr. Zuran verhält sich das Gewicht der Rotation zum Gesamtgewicht der Muskeln der unteren Extremität, wie 177,10 : 5274,26 = 1 : 29,78, hier bilden also die Rotationen nur annähernd $^1/_{30}$ des Gesamtgewichts der Muskeln. Das Gewicht der Rotationen der oberen Extremität aber verhält sich zum Gewicht der übrigen Muskeln, wie 427,57 : 2053,80, oder wie 1 : 4,8, d. h. es bildet ungefähr $^1/_6$ des Gesamtmuskelgewichts. Die obere Extremität hat folglich fünfmal mehr Rotatoren, als die untere, weshalb diese Extremität bei ihrer Thätigkeit die Bewegungen mehr variiren kann und mit mehr Gewandtheit als die untere wirken kann.

Nehmen wir jetzt das Verhältnis des absoluten und relativen Querschnitts, der Stütz- und Angriffsfläche der Muskeln der oberen und unteren Extremitäten nach den Messungen von Dr. Warawin[1]), so erhalten wir folgende Daten in Quadratcentimetern:

Die Muskeln der oberen Extremität				Die Muskeln der unteren Extremität			
Absoluter Querschnitt:	Relativer Querschnitt:	Stütz-Fläche:	Angriffs-Fläche:	Absoluter Querschnitt:	Relativer Querschnitt:	Stütz-Fläche:	Angriffs-Fläche:
218,6	36,7	670,75	121,64	493,9	27,5	1307,22	218,48

1) W. S. Warawin, Zur Frage von der Verschiedenheit der Kraftentfaltung der Muskeln der oberen und der unteren Extremitäten. St. Petersburg 1882, pag. 83—84 (russisch).

Den relativen Querschnitt nennt Dr. Warawien die Zahl von Quadratcentimetern des physiologischen Querschnitts einer bestimmten Muskelgruppe, welche auf 100 g der Knochen, die von ihnen bewegt werden, kommen; z. B. für die Muskeln des Schultergelenkes auf 100 g der Knochen der ganzen Extremität mit Ausnahme der Clavicula und Scapula. Aus den angeführten Messungen folgt, dass die Muskeln der unteren Extremität einen grösseren absoluten Querschnitt (obere Extremität zur unteren wie 100 : 225), aber einen kleineren relativen Querschnitt (100 : 74) haben; ihre Stützfläche (100 : 195) und Angriffsfläche (100 : 179) aber ist grösser als dieselben an der oberen Extremität.

Auf Grund der an einzelnen Muskelgruppen vorgenommenen Untersuchungen [1]) kann man zu folgenden Schlüssen kommen:

1. Die Muskeln können bei relativ kleinem physiologischen Querschnitte um so mehr Kraft äussern, je grösser ihre Stütz- und Angriffsfläche im Verhältnis zum Hebel, auf den sie wirken, ist. Kräftige Muskeln.
2. Je kleiner die Stütz- und Angriffsfläche ist, je näher zum Stützpunkt des Hebels der Muskel angreift, bei relativ grösserem physiologischen Querschnitt, mit um so grösserer Gewandtheit kann er wirken. Gewandte Muskeln.
3. Die Muskeln ermüden um so leichter bei ihrer Thätigkeit je grösser ihr physiologischer Querschnitt und je kleiner ihre Stütz- und Angriffsfläche ist, und umgekehrt.
4. Die Muskeln der oberen Extremität äussern ihre Kraft hauptsächlich auf Grund eines grossen relativen Querschnitts bei kleiner Stütz- und Angriffsfläche und ermüden deshalb bei ihrer Thätigkeit leichter.

[1]) P. Lesshaft, Des divers types musculaires et de la façon différente dont s'exprime la Force active des muscels. Mém de l'Acad. Imp. des sciences de St. Petersbourg. T. XXXII, No. 12, 1884.

5. Die Muskeln der unteren Extremität entwickeln, wenn sie sich auf den Boden stützen, ihre Kraft hauptsächlich auf Grund einer grossen Stütz- oder Angriffsfläche, bei kleinem relativen Querschnitt und ermüden deshalb bei ihrer Thätigkeit nicht so leicht.
6. Die Funktionen der Muskeln hängen von ihrem Verhältnis zur Achse, um welche sie Bewegungen bewirken und von ihrem Verhältnis zum Hebel, auf den sie wirken, ab.
7. Die ausgeprägtesten Repräsentanten derjenigen Muskeln, welche mit grosser Gewandtheit wirken, sind die Augen- und Gesichtsmuskeln, die Muskeln der oberen Extremität; diejenigen Muskeln aber, welche grosse Kraft entfalten: die Streckmuskeln des Rumpfes, der unteren Extremität, besonders bei unterer Stütze.

Die hier festgestellten zwei Muskeltypen: die gewandten und kräftigen Muskeln lassen sich, wie oben bereits gesagt wurde, nach dem verschiedenen Grad der Spannung, mit der die Muskeln dieser Typen wirken, unterscheiden. Je grösser die Spannung ist, desto grösser muss auch der Materialverbrauch in einem bestimmten Zeitraum sein. Ein Verbrauch ist aber nur bei entsprechender Zufuhr möglich, die sowohl von der Quantität der Nahrungsflüssigkeit, als auch vom Druck, unter dem letztere sich bei verstärkter Thätigkeit in den Geweben verbreitet, abhängt. Die Untersuchungen von Dr. Nikiforoff[1]) haben erwiesen, dass bei Erwachsenen im Alter von 20—40 Jahren beim mittleren Gewicht der oberen Extremität = 3663 g, der gemessene Umfang der Humeralarterie = 24,1 Mm. und der berechnete Umfang dieser Arterie auf 100 g Knochen dieser Extremität = 67 Mm. ist; beim Gewichte der unteren Extremität = 10,501 g, ist der gemessene Umfang der Femoral-Arterie

[1]) Dr. Nikiforoff, Das Verhältnis des Umfanges der Arterien zum Gewichte und Volumen der verschiedenen Organe und Teile des menschlichen Körpers, St. Petersburg 1883, pag. 42 (russisch).

= 35,5 Mm. und der berechnete relative Umfang = 35 Mm. Die Untersuchungen von Dr. Woischwillo[1]) haben erwiesen, dass das Verhältnis der Nervenfasern zu den Muskelfasern bei den Muskeln des Auges = 1 : 14 = 18,9, während dieses Verhältnis bei den Muskeln die vom Cubitalnerv versorgt werden = 1 : 239,9 und bei den Muskeln des Unterschenkels die vom Tibialnerv ihre Äste erhalten = 1 : 428,8, die Nervenfasern die die Mm. gastrocnemi, solei et plantaris innervieren, verhalten sich hier zu den Muskelfasern, wie 1 : 2273. Diese Verhältnisse bestätigen das oben Gesagte.

Endlich existieren noch Muskelgruppen, die zu keinem Gelenke gehören, wie z. B. die Muskeln des Zungenbeins, der Scapula. Solche Knochen werden in ihrer Lage nur durch Muskelantagonisten fixiert. Der Hauptgrundsatz, der der Thätigkeit solcher Muskeln zu Grunde liegt, besteht darin, dass die Teile durch Kräfte, deren Resultierende von drei Seiten unter gleichem Winkel an sie herantreten, in ihrer Lage aufgehalten werden. Nehmen wir drei Kräfte P, Q, R an, welche durch Vermittelung dreier in dem Punkt A verbundener Striche auf diesen Punkt wirken; in der Gleichgewichtslage ist jede von ihnen der resultierenden der beiden anderen Kräfte gleich und direkt entgegengesetzt; hieraus kann man schliessen, dass alle drei Striche sich in einer Ebene befinden und dass die Grösse einer jeden durch den Sinus des von den beiden anderen Kräften gebildeten Winkels bestimmt werden kann. (M. Sturm[2]). Eine solche Konstruktion kann auch auf Grund des sogenannten Strickpolygons (polygone funiculaire) erklärt werden. (Delaunay[3]). So berührt unmittelbar das Zungenbein gewöhnlich beim Menschen

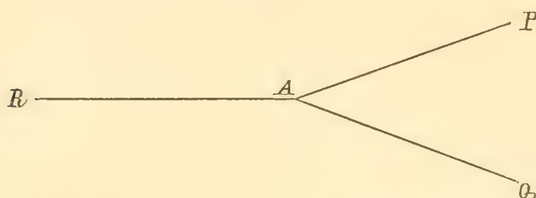
[1]) Woischwillo, Zur Lehre vom Verhältnis des Nervenkalibers zur Haut und zu den Muskeln beim Menschen. St. Petersburg 1883, pag. 52 bis 53 (russisch).

[2]) Cours de mécanique de l'école politechnique. Paris 1861. T. II. pag. 29.

[3]) M. Ch. Delaunay, Traité de mécanique rationelle. Sixième édit. Paris 1878, pag. 323.

keinen anderen Knochen des Skeletts, dient aber unterdessen mehreren Muskeln der Zunge, des Schlundes, des Kehlkopfs und den Kaumuskeln, d. h. den Muskeln, welche an der Rede, dem Schlucken, Kauen und der Stimme teilnehmen, als Stütze.

Fig. 2.



Es wird durch den gegenseitigen Widerstand von Muskeln, welche jederzeit in drei verschiedenen Richtungen an dasselbe herantreten, firiert. Jederseits heften sich ihm sechs Muskeln an, es wird also unter Teilnahme von zwölf Muskeln fixiert. Von oben und aussen treten an dasselbe heran: der hintere Bauch der Mm. digastricus maxillæ inferioris und der M. stylo-hyoideus; von unten und hinten der M. omo-hyoideus; von unten die Mm. sterno-hyoideus, sterno-thyreoideus und hyo-thyreoideus. Durch die gleichzeitige Aktion aller dieser Muskeln zu beiden Seiten wird das Zungenbein in seiner Lage erhalten, dabei ist es um so stabiler und fester, je stärker alle diese Muskeln gespannt sind und mit je grösserer Harmonie sie wirken [1]). Wirken allein die oberen Muskeln so wird das Zungenbein nach oben gezogen; wirken die unteren, so begiebt sich der Knochen nach unten; bei gleichzeitiger Wirkung der Muskeln einer Seite geht das Zungenbein in der Richtung der Resultierenden dieser Seite. Folglich kann auch bei jeder solchen Bewegung genau bestimmt werden, welche Muskeln beim Lebenden wirken.

den 22. April 1902.

P. Lesshaft.

[1]) P. Lesshaft, Grundlagen der ther. Anat. T. I, pag. 258—259, 1892.

(Aus dem anatomischen Institut zu Greifswald.)

Beiträge zur Kenntnis des mikroskopischen Baues der menschlichen Prostata.

von

Oskar Weski,
Greifswald.

Hierzu Tafel V und 2 Abbildungen im Text.

Der Bau des Drüsenkörpers der Prostata nimmt im Vergleich zu andern Drüsen eine Sonderstellung ein. Die topographischen Verhältnisse im Prostatakörper modificiren und verwischen die Struktur des Corpus glandulare derart, dass die Eigentümlichkeiten seines Baues nicht ganz leicht zu erkennen sind.

Es besteht daher das Wort Rüdinger's (21) noch vollkommen zu Recht (pag. 6): »So oft auch über die Drüsensubstanz der Prostata referiert worden ist, stets ergaben sich die mitgeteilten Referate mehr oder weniger von einander abweichend.«

Drüsentypus.

Wir finden bei Durchsicht der Litteratur, abgesehen von den an tierischem Material gemachten Beobachtungen, nur in den Handbüchern von Henle (11) und Kölliker (24) eine erschöpfende und eingehende Behandlung des Gegenstandes; die meisten Arbeiten und Lehrbücher berühren nur oberflächlich den feineren Bau der Prostata oder bringen, da sie oft Beobachtungen an nicht einwandfreien Präparaten wiedergeben, zum grossen Teil Ungenaues.

So kommt es, dass wir bei den verschiedenen Autoren sich widersprechende Ansichten über den Typus finden, dem der Drüsenkörper der Prostata einzureihen ist; die einen nennen die Drüse alveolär, die anderen tubulös.

Es ist leider nicht möglich, in jedem einzelnen Falle festzustellen, weshalb der betreffende Autor dieses oder jenes Schema als das der Prostata zukommende auffasst; denn nur

wenige geben für ihre Ansicht eine genügende Erklärung oder eine ihre Präparate darstellende Abbildung.

Ich will zunächst versuchen, unter Hinweis auf die die Beurteilung des Drüsentypus erschwerenden Momente den Widerstreit der Meinungen zu lösen.

Henle (11) und Kölliker (14) sprechen der Prostata einen alveolären Bau zu, Kölliker führt sie an als zu den »echten acinösen Drüsen mit durchweg rundlichen Acinis« gehörig. Ferner nennen die Prostata alveolär Langerhans (15), Klein (13), Stilling (23), Rüdinger (21), Toldt (27), Orth (17), Böhm und Davidhoff (4), Gegenbauer (8), und Reinke (20).

Es ist befremdend auf der andern Seite einer Reihe von Autoren zu begegnen, die die Prostatadrüse als tubulös gebaut auffassen, die also keine kugeligen Erweiterungen des Lumens gesehen haben.

So sagt Hyrtl (12) ausdrücklich, die Ausführungsgänge der Prostata trügen keine Endbläschen, sondern endigten blind abgerundet. Griffiths (9) spricht von einem ganz gewöhnlichen zusammengesetzt tubulösen Typus; Athanasow (2), dessen Ansichten sich in Allem mit denen Griffiths's decken, sagt: »Ein Querschnitt durch die Prostata zeigt, dass sie von einer Masse tubulöser Drüsen dargestellt wird.« Rauber (19) erwähnt das Vorhandensein von 30—50 verästelten tubulösen Einzeldrüsen, und Waldeyer (28) betont noch, dass diese sich durch ihren lockeren Bau auszeichnen; dieselbe Anschauung finden wir auch bei Brösicke (5) vertreten. In den neuesten Lehrbüchern der Histologie von Stöhr (24), Scymonowicz (25) und Sobotta (22) wird die Prostata tubulös genannt, desgleichen sprechen Poirier und Charpy (18) von einer »Glande tubuleuse plus au moins modifiée«.

Besonders interessant sind die Ausführungen zweier Autoren, nämlich die von Disselhorst (6) und Maziarsky (16); die-

selben halten zur Beurteilung des jeweiligen Drüsentypus nicht allein die Gestalt des Drüsenlumens, wie es sich auf Schnitten präsentiert, für ausreichend, sondern sie wollen daneben auch die Epithelverhältnisse der eigentlichen Sekretionsräume sowie auch der abführenden Wege berücksichtigt wissen.

So konnte Disselhorst (l. c.) nennenswerte Unterschiede hinsichtlich der Zellauskleidung zwischen Drüsenbläschen und Ausführungsgängen nicht konstatieren; deshalb will er eine, wie er sagt, künstliche Trennung zwischen beiden nicht anerkennen; sondern er sieht das ganze, den Ausführungsgang und die »Drüsenalveolen, die, im Grunde genommen, nichts als deren blinde Endigungen sind«, für einen verästelten Drüsenschlauch an, »wie denn diese ja auch entwickelungsgeschichtlich aus gleichartigen, soliden, später hohl werdenden Epithelsprossen entstanden sind«. Er kommt damit zu dem Schluss: »man darf denen nicht Unrecht geben, welche die Drüse dem rein tubulösen Typus unterstellen«.

Zu einem ganz anderen Resultat kommt Maziarsky (l. c.) auf Grund seines neuen Unterscheidungsprinzips, das er für die Aufstellung des Drüsentypus neben Berücksichtigung der Epithelverhältnisse der Drüse verlangt; denn nach ihm sind nicht die Drüsenlumina, sondern »die Sekretionsräume von einer deutlichen Basalmembran begrenzt, vom Drüsenepithel, das die Gestalt des Centrallumens bezeichnet, ausgekleidet, der Hauptteil der Drüse und das charakteristische Merkmal ihres Baues«.

Wie sehr dieses Prinzip seine Berechtigung hat, ist bei der Prostata deutlich ersichtlich. Denn das Drüsenlumen ist in seiner Gestalt durch die vielen Vorsprünge und Faltenbildungen so sehr modifiziert, dass man allein aus der Contour des Sekretionsraumes die Anschwellungen und Auftreibungen desselben und so den wahren Charakter der Drüse erkennen kann. So ist es erklärlich, wenn Maziarsky im Gegensatz zu

Disselhorst die Anwesenheit von kugeligen neben schlauchförmigen Verästelungen des Ausführungsganges, denen jene anhängen, konstatiert.

Aus dem Umstand, dass diese alveolären Räume dasselbe Epithel zeigen wie die schlauchförmigen Verästelungen, schliesst dann Maziarsky, ebenso wie Disselhorst auf eine gleichwertige physiologische Stellung dieser beiden verschieden gestalteten Räume. Seine Beschreibung des nach einem Plattenmodell angefertigten Photogramms lautet: »Indem der sehr lange und enge Ausführungsgang sich in der Nähe der Sekretionsräume erweitert, zerfällt er in eine ganze Reihe von unregelmässigen, stark aufgeblähten Schläuchen, die an ihren Wänden zahlreiche kleinere und grössere bläschenförmige Ausbuchtungen besitzen«. Solche Drüsen, in denen zwei morphologisch verschiedene und für gewöhnlich getrennt auftretende Typen durch besondere physiologische Bedingungen an einander gereiht sind, nennt Maziarsky tubulo-alveolär.

Diese Maziarsky'sche Anschauung als die alleinberechtigte anzusehen, ist durchaus gerechtfertigt; denn es giebt wohl keine einwandsfreiere Beobachtung als die an Plattenmodellen. Ich kann aufgrund meiner Präparate durchaus für die Auffassung Maziarsky's eintreten, und auch Sobotta (22) wird derselben in seinem Atlas und Grundriss der Histologie gerecht.

Was nun die Ansicht Disselhorst's betrifft, so macht er bei der kritischen Verwertung seiner Beobachtungen den Fehler, dass er die Drüsenalveolen nur als blinde Endigungen des Drüsenschlauches auffasst und sie damit in ihrer morphologischen Bedeutung unterschätzt; es mögen ihn dazu wohl besonders die entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen bewogen haben. Doch diese sind meiner Ansicht nach bei Aufstellung eines Drüsentypus durchaus nicht maassgebend; denn es ist doch an sich schon eine schwierige Aufgabe, die verschiedensten Drüsen in eines der bestehenden Schemen hineinzuzwängen, und wir

sehen, wie eben noch ein drittes notwendig geworden ist, um den thatsächlichen Verhältnissen nur einigermaassen gerecht zu werden; wenn man nun aber in dieses lockere System noch die entwickelungsgeschichtlichen Verhältnisse mit hineinbringt, wird die schon bestehende Verwirrung nur noch mehr vergrössert.

Diesen Standpunkt vertritt offenbar auch Maziarsky; denn er nimmt eine tubulöse Anlage der Prostatadrüse an mit den Worten: »Die Alveolen sind nur sekundäre Räume, die zur Vergrösserung der Sekretionsfläche dienen«. Trotzdem spricht er nicht von einer rein tubulösen Drüsenform.

Es hat also Disselhorst einen falschen Schluss gezogen, wenn er denen beistimmt, welche die Drüse »dem rein tubulösen Typus unterstellen«.

Diese anderen Autoren haben aber leider die Gründe für ihre Anschauungen nicht näher angegeben, so dass es nicht im einzelnen Falle möglich ist, ihnen ihre Fehler nachzuweisen. Um so eingehender äussern sich andererseits die Autoren, die für den alveolären Drüsenbau der Prostata eintreten; sie weisen auf die mannigfachen Modifikationen hin, die dieser Drüsentypus in der Prostata erleidet. Ich glaube daher aus ihren Anschauungen einige Momente für die gegenteilige irrige Ansicht der erstgenannten Autoren entnehmen zu können.

Ich möchte mich zunächst gegen den Vorwurf der Inconsequenz verwahren, wenn ich mich im Folgenden auf eine Aeusserung Toldt's (l. c.) berufe, die die Jugendverhältnisse der Prostata betrifft, nachdem ich mich vorher gegen die Berücksichtigung embryonaler Verhältnisse bei Aufstellung des Drüsentypus bestimmt ausgesprochen habe. Toldt sagt nämlich: »Die primären Drüsenformationen sind lang gestreckte, spitzwinklig ramifizierte, mit der Verzweigung an Kaliber allmählich abnehmende Gänge, deren letzte Ausläufer mit kolbigen Auftreibungen endigen; einzelne Drüsenbläschen sitzen ab und zu auch an stärkeren Ausführungsgängen«. Es sind diese Worte

Toldt's nun absolut nicht als eine Schilderung der Anlage der Drüse zu verstehen, sondern sie geben das Bild wieder, wie es z. B. meine Präparate der Prostata eines sechs Wochen alten Kindes zeigen; ich will also dadurch nicht zum Ausdruck bringen, die Prostata lege sich alveolär oder tubulös an, und dadurch sei der definitive Typus schon präformiert, wie es offenbar Disselhorst that, sondern ich will mit den Worten Toldt's nur die Thatsache konstatieren, dass wir in der kindlichen Prostata den alveolären Typus noch ganz rein vor uns haben.

Verfolgen wir nun die Litteratur weiter, so sehen wir sofort, dass eine Menge Autoren auf die Abweichungen von demselben aufmerksam machen, wenn es sich um die Prostata von einem geschlechtsreifen Individuum handelt.

So sagt Toldt: »Entspricht so das Gerüst dem acinösen Typus, so sind doch die kolbigen Auftreibungen ganz unverhältnismässig spärlicher als in allen andern Drüsen dieser Form, selten scharf von den Endästen abgesetzt und häufig durch unvoltständige Scheidewände in kommunizierende Fächer geteilt. Es tritt somit das Gangsystem gegenüber den endständigen Erweiterungen viel auffallender in die Erscheinung, und es entsteht vielfach eine gewisse Ähnlichkeit mit den Formationen der noch nicht ausgebildeten Brustdrüse jugendlicher Mädchen.

Ebenso weist Klein (l. c.) auf das Zurücktreten der alveo lären Formen gegenüber den schlauchförmigen hin. Er sagt (pag. 610): »In der centralen Drüsenmasse sind die in den Hauptausführungsgang einmündenden Drüsenschläuche mit halbkugeligen Ausbuchtungen — Acinis — besetzt. An dem unteren Abschnitt finden sich fast nur stark geschlängelte Schläuche, die sich mehrfach teilen, grosse Anschwellungen zeigen und in ihren letzten Enden ausserordentlich stark gewunden verlaufen«. Die Form der Alveolen schildert er in seinen Grundzügen der Histologie als »längere oder kürzere,

wellige oder gewundene, verästelte Kanäle mit zahlreichen Säcken oder keulenförmigen Zweigen«.

Orth (l. c.) sagt: »Beim erwachsenen Manne allerdings weicht sie (die acinöse Beschaffenheit der Drüse) nicht unwesentlich von dem gewöhnlichen Bau der acinösen Drüsen dadurch ab, dass die Alveolen nicht eine räumliche Gestalt besitzen, oder nur durch schmale Scheidewände von einander getrennt werden, sondern grössere Hohlräume erscheinen, welche an den Seiten durch bindegewebige Septen in Fächer geteilt sind«. Wir sehen demnach als grundlegende Unterschiede angegeben die schlauchförmige Gestalt der Alveolen und die grosse Anzahl von bindegewebigen Septen, die grössere Hohlräume in Fächer teilen. Die Ursache hierfür ist natürlich in den Wachstumsverhältnissen des Drüsenzwischengewebes zu suchen.

So heisst es bei Kölliker (l. c., pag. 555): »Die Prostata ist eine Drüse, die von den gewöhnlichen traubenförmigen Drüsen durch ihren lockeren Bau, das deutliche Gestieltsein vieler Drüsenbläschen und die geringe Entwicklung der kleinsten Drüsenläppchen sich auszeichnet, was zum Teil mit dem reichlich zwischen die Drüsenelemente sich hineinschiebenden Fasergewebe zusammenhängt«. Ferner macht Rüdinger (l. c., pag. 7) aufmerksam, dass die »einzelnen Acini an den kleinen Ästchen der Gänge sowohl in der Nähe der Harnröhre, in der Mitte der Drüse, als auch an der Peripherie angebracht sind, so dass an allen Stellen eines Querschnittes Drüsenbläschen und Gänge beisammen beobachtet werden«. Auf das eigentümliche »schwammige Gefüge des Querschnittes«, das die Prostata gegenüber den andern Drüsen dieser Gattung zeigt, die eine Einteilung in Läppchen erkennen lassen, weist besonders Henle (l. c., pag. 312) hin.

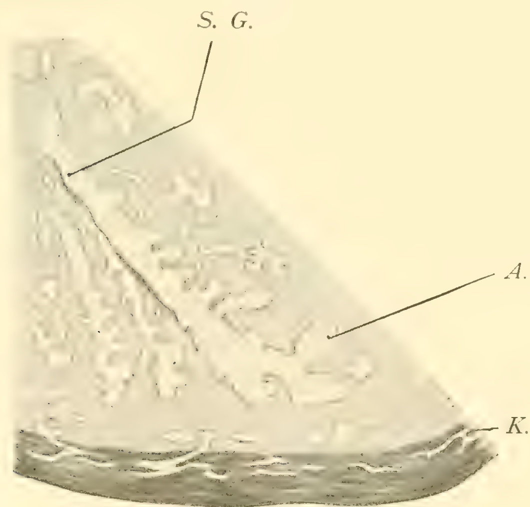
Damit glaube ich genügend Momente angeführt zu haben,

die wohl geeignet sein könnten, bei oberflächlicher Betrachtung der Verhältnisse, besonders an einzelnen Präparaten und nicht an Serien, den rein tubulösen Typus vorzutäuschen.

Was meine eigenen Präparate betrifft, so habe ich schon vorher erwähnt, dass ich nur durch Vergleich einer Serie von Schnitten mich durchaus von dem tubulo-alveolären Bau der Prostatadrüse überzeugt habe.

Ich möchte dann weiter betonen, dass man sehr wohl nach dem Vorgang von Klein an dem Drüsenkörper der Prostata eine centrale kompakte Zone, wo in die hinter der Urethra liegende Schicht von Zwischengewebe nur spärliche Drüsen-

Fig. 1.



Schnitt durch den peripheren Teil der Prostata des Hingerichteten. Schwache Vergr.

S. G.: Schlauchförmiger Drüsengang mit A.: alveolären Räumen. K.: Kapsel mit komprimierten Endkammern.

räume eingelassen sind, und einen peripheren »spongiösen« Teil unterscheiden kann. Wir werden weiter unten sehen, wodurch die Differenz in der Anordnung bedingt ist.

Ferner ist hervorzuheben, was auch Rüdinger und Rauber schon betont haben, dass die unter dem Drüsenepithel sich findende Bindegewebslage Falten bildet, welche bei bedeutender Höhe als Septen die Fächerbildung bedingen können, oder als mehr niedrige Vorsprünge in das Drüsenlumen infolge ihrer grossen Menge den tubulösen und alveolären Drüsenräumen die eigentümlich wellige Contour geben.

Nirgends in der Litteratur fand ich eine Erscheinung erwähnt, die ich an zweien meiner Präparate beobachten konnte. In der Prostata eines dreiundzwanzigjährigen Hingerichteten, wie der eines vierzigjährigen Mannes fand ich auf Querschnitten in der Peripherie der Drüse Drüsenräume, die tief in die Kapsel der Prostata hineinreichten; sie zeigten nicht wie andere ein offenes Lumen, sondern der starke Druck der hier kräftig entwickelten Muskulatur hatte sie so komprimiert, dass man von ihnen als »komprimierten Endkammern« sprechen kann; es hängen diese Endkammern, wie es die Figur 1 deutlich zeigt, mit den äussersten Ausläufern der Drüsenlumina zusammen; das Epithel der Endkammern ist abgeflacht, offenbar eine Folgeerscheinung des Druckes.

Epithel.

Einen ähnlichen Zwiespalt der Meinungen, wie wir ihn bezüglich des der Prostatadrüse zukommenden Drüsentypus kennen gelernt haben, weist uns auch die Litteratur über die Epithelverhältnisse der Drüse auf.

Ob das Epithel ein-, zwei- oder dreischichtig ist, ist bisher ebensowenig einwandsfrei erwiesen, wie es noch nicht feststeht, in welcher Weise das Epithel mit dem Bindegewebsgerüst verbunden ist.

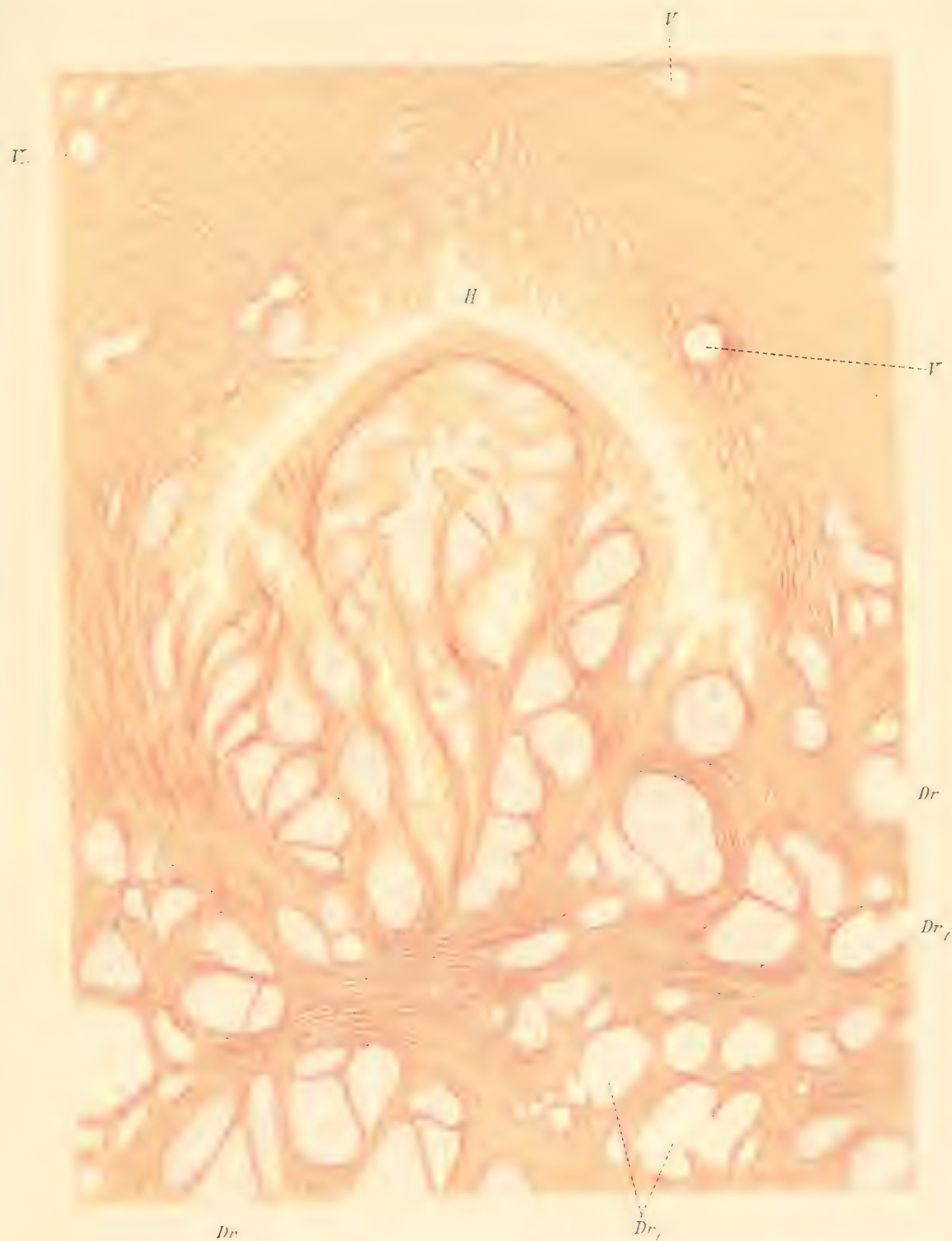
Ich will auch hier wieder die Ansichten der einzelnen Autoren zusammenstellen und dann, nach Schilderung der Ver-

hältnisse in meinen Präparaten, versuchen, den sich findenden Widerspruch zu lösen.

Die grösste Anzahl der Autoren tritt für ein durchweg einschichtiges, kubisches oder zylindrisches Epithel ein; Klein (l. c.), Böhm und Davidhoff (l. c.), sowie Disselhorst (l. c.) heben jedoch hervor, dass sie das Epithel bisweilen neben Stellen, wo es einschichtig war, ausgesprochen zweischichtig fanden. Von einem überall zweischichtig vorkommenden Epithel sprechen Rüdinger (l. c.), Stilling (l. c.) Langerhans (l. c.) und Poirier und Charpy (l. c.); sie nehmen unter der hohen inneren Zylinderzellenschicht eine Lage kubischer Zellen an, die sie für die Ersatzzellen der oberen Zellen halten; endlich geben Griffiths und Athanasow (l. c.) ein dreischichtiges Epithel wieder, und zwar sehen sie unter der zweiten kubischen Schicht noch eine dritte basale Lage platter Zellen, die die Matrix der zweiten Lage, und diese dann die der innersten sein soll. Die Differenz der Meinungen über diesen Punkt ist besonders deshalb interessant, weil von den Autoren, die für die Zwei- oder Dreischichtigkeit des Epithels eintreten, absolut keine prinzipiellen Bedenken dagegen erhoben werden, dass eine so gebaute Drüse ein flüssiges Sekret liefere, wie es doch sonst nur Drüsen mit einzelligem Epithel thun.

Ich hoffe, dass es mir auch hier gelingen wird, die Verschiedenheit der Meinungen auf falsche Beobachtung oder falsche Deutung richtig erkannter Verhältnisse zurückführen zu können.

Meine eigenen Beobachtungen, die ich hauptsächlich an der Prostata eines vierzigjährigen Mannes gemacht habe, die drei Stunden nach dem Tode entnommen und in Formol-Müller fixiert wurde, berechtigen mich durchaus zu der Behauptung, das das Epithel der secernierenden Räume der Prostata durchweg einschichtig ist, dass aber die Gestalt.



Kgl. Univers.-Druckerei v. H. Stürtz, Würzburg.

Verlag v. J. F. Bergmann, Wiesbaden.

wie das Aussehen der Zellen sehr wechselnd sind; und zwar sind dafür einmal das jeweilige Sekretionsstadium, dann aber auch die Lage der Zellen verantwortlich zu machen. Poirier und Charpy (l. c.), Klein (l. c.), Walcker (29) und Disselhorst (l. c.) deuten diese Möglichkeit auch an, ohne ihr jedoch weiter Rechnung zu tragen.

Nach ihren Funktionsstadien kann man neben einander oft in einem grösseren Drüsenlumen unterscheiden: Zellen, welche eben ihr Sekret entleert haben, dann solche, in denen es sich wieder sammelt, und endlich strotzend mit Sekret angefüllte Zellen. Je nachdem nun diese Zellen auf der Höhe von Falten, oder zwischen solchen, oder gar auf einer nicht gefalteten Basis sitzen, ändert sich auch ihr Aussehen.

Ich will mit der Schilderung der einfachsten Verhältnisse beginnen; diese werden von denjenigen Zellen dargeboten, welche sich im nicht faltigen Drüsenlumen finden; es sind das regelmässige, pallissadenförmig aneinander gereihte Zylinderzellen; sie sind scharf gegeneinander abgegrenzt, auch lassen sie zuweilen kleinste Lücken zwischen sich offen. Am Grunde der Zellen liegt der bläschenförmige Kern mit deutlicher Kernmembran und geringem Chromatingerüst. An der Basis der Zellen findet sich meist ein feiner Saum homogenen, sich stärker färbenden Protoplasmas, während der ganze, nach dem Drüsenlumen hinsehende Teil der Zelle von einem feinen Filarnetz durchzogen wird, in welchem kleinste Granula suspendiert sind. Distal zeigen die Zellen keinen scharf begrenzten Rand, sondern sind von minimalen Mengen amorphen Sekrets bedeckt (Fig. 2). Die andern Begrenzungen der Zellen sind jedoch ganz scharf gezeichnet; man kann daher deutlich den Querschnitt durch den Grund der Zellen als kugelig erkennen, während sie auf ihrem äussersten Ende einen regelmässigen vier- bis fünfeckigen Querschnitt aufweisen.

In Drüsenräumen, die gefaltet sind, verschwindet diese

Regelmässigkeit der Zellanordnung; die auf der Höhe einer Falte sich findenden Zellen zeigen ein ganz anderes Aussehen, als die am Grunde derselben angebrachten. Disselhorst (l. c.) hebt auch hervor, dass die Zellen, wo sie Falten aufsitzen, büschelförmig angeordnet sind; damit setzt er stillschweigend auch eine ganz andere Gestalt der Zellen als die Zylinderform voraus, doch berücksichtigt er dieselbe weder in seiner Schilderung noch Abbildung. Wir sehen nun, dass diese Zellen, die auf der Höhe der Falten, also einem minimalen Raum, zusammengedrängt sind, mit einer fadenförmigen Basis dem Zwischengewebe aufsitzen.

Diese schwanzartigen Fortsätze bestehen deutlich aus vollkommen homogenem Protoplasma, das sich hier in diesem schmalen Streifen viel besser abhebt, als an der breiten Basis jener Zylinderzellen. Sobald die Zellen sich gegenseitig nicht mehr behindern, verbreitert sich das distale Ende, so dass die Zelle ein keulenförmiges Aussehen erhält. Das Protoplasma zeigt in diesem Teil der Zellen deutlich das Filarnetz; auf der Grenze zwischen diesem distalen und dem basalen schmalen Ende der Zelle liegt der bläschenförmige Kern, der dasselbe tinctorielle Verhalten aufweist wie oben. Auch der innere Rand dieser Zellen, der abgerundet ist, hat keine glatte Kontur, sondern erscheint unregelmässig infolge aufgelagerten Sekrets. Im Gegensatz zu dieser Zellform finden wir im Grunde der Falten und zwischen ihnen Zellen, die in Sekret-gefülltem Zustande mehr breit als hoch sind; man könnte sie kugelige oder querovale Zellen nennen. Sie sind ebenso gebaut wie jene zuerst geschilderten Pallissadenzellen. Nur hebt sich bei ihnen der basale Saum homogenen Protoplasmas, weil auf eine noch grössere Strecke hin verteilt, fast garnicht mehr ab. Nicht selten finden sich nun zwischen je zwei kugeligen Zellen in regelmässiger Anordnung die hohen Keulenzellen; ihr basales Ende grenzt dann an die Zellleiber der runden Zellen, während

ihr Kern und der sonstige Protoplasmaleib über das Niveau derselben ins Drüsenlumen hineinragt; es entsteht dadurch das deutliche Bild der Zweizeiligkeit der Kerne, worauf wir weiter unten noch zu sprechen kommen.

Wie ich schon oben betont habe, wird die Gestalt der Zellen weiterhin modifiziert durch das Funktionsstadium, welches die einzelne Zelle gerade einnimmt. Das Bild wechselt demnach, je nachdem die Zellen ihr Sekret ausgestossen haben, oder es wieder in sich zu sammeln beginnen.

Wir finden im ersteren Falle dem Bindegewebe aufsitzend eine Lage kleiner dicht mit Chromatin angefüllter Kerne, um die herum ein ganz minimaler homogener Protoplasmasaum zu sehen ist; an einer anderen Stelle kann man konstatieren, wie sich über jeden einzelnen Kern schon eine scharf begrenzte Kuppe erhebt: die Zelle beginnt sich mit Sekret anzufüllen. Das Fadennetzwerk steht an Menge noch hinter dem homogenen Protoplasma zurück. Dieses Zwischenstadium führt dann durch weitere Zunahme an Sekret entweder zu den oben geschilderten Palissaden- oder Keulenzellen. An wieder anderen Stellen sieht man das Drüsenlumen meistens in seiner ganzen Circumferenz von kleinen schmächtigen Zellen umgeben, jedoch nicht nach aussen dicht abgeschlossen; es findet sich vielmehr zwischen je 2 Zellen eine beträchtliche Lücke. Es erweckt dieses Aussehen den Anschein, als seien hier die entsprechenden Zellen ausgefallen. Doch sind in andern Acinis diese Zwischenräume nicht mehr so beträchtlich und gleichzeitig die Zellen breiter; wir haben uns also jene Lücken dadurch entstanden zu denken, dass die kugligen Zellen ihren Inhalt aus dem voluminösen Leib entleert haben, und der Durchmesser der leeren Zelle dann nur wenig über den Rand ihres Kernes hinausragt. Die Differenz in der Grösse der einzelnen Zellformen wird deutlich ersichtlich aus den Zahlenwerten, die ich für die kleinste mit 5 μ, für die längsten mit 46 μ gefunden habe.

So erklärt sich sehr einfach, weshalb die Autoren bald von kubischem, bald von Zylinderepithel sprechen.

Eng mit der Epithelfrage verknüpft ist die von der Existenz der Membrana propria der Drüsenzellen. Es ist nun von vornherein für jede Drüse eine solche Membrana propria oder Basalmembran anzunehmen. Denn überall, wo epitheliale Gebilde an Bindegewebe grenzen, findet sich eine wohl vom Epithel abstammende homogene strukturlose Schicht, wie sie z. B. als Glashaut des Haarbalges und als Membranae limitantes der Cornea ihre bedeutendste Entwickelung erlangt hat.

Die Angaben über das Vorhandensein einer Membrana propria sind bald positiv, bald negativ. Doch muss man bei der Verwertung derselben sehr vorsichtig sein, denn es wird mit diesem Namen Verschiedenes belegt. Die eben von mir genannte homogene strukturlose Schicht verdient allein den Namen einer Membrana propria; denn diese Auffassung wird dem embryonalen Analogon der Membrana propria, der Membrana prima, die Bonnet (3) als Ausscheidungsprodukt der Epithelzellen zu einer Zeit konstatierte, wo noch gar kein Bindegewebe als solches bestand, am meisten gerecht.

Es hat daher Disselhorst (l. c.) etwas ganz anderes als Membrana propria angesprochen, wenn er seine »strukturlose Grenzlamelle« von Kapillaren durchbrochen gesehen hat. Ebensowenig sind die Angaben Walker's (l. c.) zu berücksichtigen, der die Membrana propria aus feinen »retikulären Bindegewebs-« und elastischen Fasern zusammengesetzt sein lässt.

Griffiths (l. c.) und Athanasow (l. c.) nennen sogar die unterste ihrer Epithelschicht, die aus platten Zellen besteht, Basalmembran und beschreiben dann unter dieser noch eine homogene Schicht, welche sich zwischen Basalmembran und Kapillaren schiebt.

Andere Autoren geben keine nähere Schilderung der Basalhaut, betonen aber deren Existenz; Böhm und David-

hoff (l. c.) heben besonders die Schwierigkeit ihrer Darstellung hervor. Im Gegensatz hierzu lassen Autoren, wie Langerhans, Rüdinger und Andere die Drüsenzellen direkt dem Bindegewebe aufsitzen, indem sich Ausläufer der Zellen in dasselbe einsenken, so dass die von Epithel entblösste Oberfläche des Bindegewebsgerüstes gezackt erscheint.

Ich habe an meinen Präparaten eine Membrana propria in dem Sinne der oben von mir gegebenen Erklärung nicht darstellen können. In allen von mir untersuchten Prostatadrüsen fand ich dicht unter dem Epithel eine Lage platter Zellen, die durch ihren spindelförmigen, dunkel gefärbten Kern sich deutlich von dem sonstigen Bindegewebskörper abheben; ich habe bis in die feinsten Septen und Fältchen hinein diese Lage platter Zellen verfolgen können. Dafür, dass diese Zellen Bindegewebszellen sind, spricht ihr festes Haften an dem Zwischengewebe an solchen Stellen, wo das Epithel sich losgelöst hat. (In Fig. 2 sieht man deutlich dieses Verhalten der Zellen). Ihre Kerne ähneln denen glatter Muskelzellen, doch unterscheiden sie sich von diesen durch ihr stärkeres Tinktionsvermögen und ihre geringere Länge. Sie liegen in gleichmässiger Folge, indem durchschnittlich auf 2—3 Epithelzellen eine solche Bindegewebszelle entfällt.

Ein eigentümliches Verhalten zeigt diese Zelllage in der Prostata eines 70 jährigen Mannes. Die Kerne haben ihre plattspindelförmige Form gegen ein mehr querovales Aussehen eingetauscht. Sie liegen viel dichter aneinander, so dass fast jeder Epithelzelle eine solche basale Zelle entspricht; auch zeigt das sonst dichte Chromatinnetz der Kerne in diesem Falle eine bedeutende Auflockerung, so dass sie Epithelzellen nicht unähnlich aussehen.

Diese Gestaltveränderung fasse ich auf als ein Produkt der in der Prostata jedes alten Mannes Platz greifenden Degenerationsvorgänge. Sie bestehen ja hauptsächlich in einer

Zunahme der Drüsenzwischensubstanz bei gleichzeitiger Verödung der secernierenden Räume. Daher können wir in den Acinis alter Leute das vollkommene Fehlen jeglicher Faltenbildungen konstatieren. Es müssen also gewisse Spannungsverhältnisse zwischen Drüsenepithel und Bindegewebsgerüst, die beim geschlechtsreifen Mann bestehen und den grossen Teil der kleineren Faltenbildungen offenbar bedingen, aufhören wirksam zu sein; diesem Umstande dürfte wohl auch die Gestaltsveränderung der platten Zellen zu der querovalen Form zuzuschreiben sein.

Zwischen den Epithelzellen und diesen platten Bindegewebszellen müsste nun die Membrana propria liegen; ich gebe die Möglichkeit, ja Wahrscheinlichkeit ihrer Existenz zu, doch habe ich sie nicht darstellen können, oder auch nur Andeutungen einer solchen zu konstatieren vermocht.

Vergleichen wir jetzt die Angaben der Autoren über die Epithelverhältnisse und die Membrana propria mit meinen Befunden, so finden sich zwischen ihnen mancherlei Berührungspunkte, die darauf hinweisen, inwieweit im einzelnen Falle eine falsche Beobachtung jener oder eine falsche Auffassung richtig erkannter Verhältnisse vorliegt.

Wie die verschiedensten normal sich findenden Grössenverhältnisse der Zellen den Einzelnen das Epithel bald kubisch, bald zylindrisch haben erscheinen lassen, habe ich schon oben erwähnt.

Die Autoren, die das Epithel als zweischichtiges beschreiben, haben sich entweder durch die oben geschilderte Zweizeiligkeit der Kerne, wie sie sich in den faltenreichen Acinis findet, eine Zweischichtigkeit der Zellen vortäuschen lassen; oder aber sie haben die Lage der platten Bindegewebszellen für die basale epitheliale Ersatzschicht gehalten. Diesen doppelten Beobachtungsfehler haben offenbar Griffiths (l. c.) und Athanasow (l. c.) gemacht, die ja

direkt von einem dreischichtigen Epithel reden; ausserdem mögen Schiefschnitte, besonders der Falten, ihnen eine solche Dreischichtigkeit vorgetäuscht haben.

Damit glaube ich auch die diesen Punkt betreffenden Widersprüche gelöst zu haben.

Sekretkugeln und Prostatasteine.

In den Drüsenzellen der Prostata eines 40jährigen Mannes habe ich weiterhin eigentümliche Bildungen angetroffen, die näher zu betrachten nicht uninteressant sein dürfte.

An Schnitten nämlich, die mit dem Biondi-Ehrlich'schen Dreifarbengemisch gefärbt waren, fiel schon bei schwacher Vergrösserung in einzelnen Drüsenräumen eine besonders dunkle Farbe der Epithelzellen auf. Bei Anwendung starker Linsen zeigte es sich, dass die Zellen mehr oder weniger von homogenen scharfumgrenzten rundlichen Gebilden verschiedenster Grösse erfüllt waren. Ich will sie Sekretkugeln nennen (Fig. 2).

Fig. 2.



Epithel zweier aneinander stossender Drüsenräume aus der Prostata eines vierzigjährigen Mannes. Formol-Müller. Safranin. Leitz $^1/_{12}$ Immersion.

B. S.: Bindegewebiges Septum mit M.: glatter Muskelfaser und L. pl. B.: der Lage platter Bindegewebszellen. H. Ps.: Homogener Protoplasmasaum der Zellen. S.: Sekretkugeln, a. S.: amorphe Sekretmassen dem nach dem Lumen hinsehenden Zellende aufgelagert.

Sie zeigen mit dem Dreifarbengemisch gefärbt einen violetten oder roten Farbenton; Safraninfärbung lässt sie als leuchtend rote Kugeln sich scharf von dem sonst blassroten Farbenton des Präparates abheben. Tiefblauschwarz werden sie durch das Heidenhain'sche Eisenlackhämatoxylin gefärbt, während die van Gieson'sche Färbung und Hämalaun sie nur schwach zum Ausdruck bringen.

Sie sind äusserst schwankend in ihrer Grösse; während die einen schon bei schwacher Vergrösserung den Umfang eines Kernes zeigen. weisen andere erst bei Anwendung von Immersionssystemen die Grösse von Gonokokken auf.

Die Sekretkugeln zeigen eine vollkommen homogene Struktur und sind von einem dunkler gefärbten scharfen Rand umgrenzt. Ich glaube deshalb, sie nicht als Gerinnungsprodukte in vivo flüssiger Zellbestandteile, sondern als corpuskulär vorgebildete Elemente auffassen zu dürfen. Es finden sich diese Sekretkugeln in der ganzen Zelle zerstreut, besonders dicht jedoch um den Kern herum, den sie gelegentlich ganz bedecken; sowohl in den Zellen sekretgefüllter, als auch den leerer Drüsenräume treten diese Sekretkugeln auf.

Ich halte sie für das Material, aus dem die im Drüsenlumen sich findenden konzentrischen Gebilde, die sogenannten Prostatasteine, sich aufbauen. Man beobachtet nämlich in den Drüsenräumen neben amorphen Sekretmassen rundliche Schollen oder Kugeln auch von wechselnder Grösse, im Durchschnitt jedoch grösser wie die intracellulären Sekretkugeln; immer behalten sie ihre runde Form inne, wenn auch ihre Konturen nicht so scharf wie die der Sekretkugeln sind; sie zeigen auch diesen gegenüber ein anderes färberisches Verhalten, indem sie einen schwächeren, nicht so leuchtenden Farbenton aufweisen. Trotz dieser Unterschiede stehe ich nicht an, diese im Lumen sich findenden Schollen für Abkömmlinge der intracellulären Sekretkugeln anzusprechen. Dadurch dass sie den Zellleib verlassen

haben, sind sie ihrer scharfen Kontur verlustig gegangen und haben eine chemische Alteration erfahren, worauf das verschiedene Tinktionsvermögen hindeutet.

In einzelnen Drüsenräumen findet man viele dieser Schollen zu kugeligen Gebilden ungefähr von der Grösse eines Prostatasteines vereint. Weiterhin sieht man schon als fertige Steine anzusprechende grosse Kugeln oder vieleckige Gebilde, die nach aussen von einer dünnen homogenen Randschicht umgeben sind, während in dem sehr grossen Centrum noch die einzelnen Schollen erkannt werden können.

Diese zeigen noch, in Heidenhain'schem Hämatoxylin mit nachfolgender Rubinbehandlung ihre Rotfärbung, während die homogene Randschicht einen gleichmässigen schwarzblauen Farbenton aufweist. In andern Steinen, die offenbar ein älteres Stadium darstellen, sieht man die dunkle homogene Randschicht breiter geworden, während das rot gefärbte Centrum keine einzelnen Schollen mehr erkennen lässt, sondern auch homogen erscheint.

In keinem anderen, sowohl von menschlichen, als auch tierischen Prostaten stammenden, Präparaten habe ich Sekretkugeln und Schollen angetroffen; dass meine Deutung dieser Gebilde die richtige ist, will ich daher nur unter Vorbehalt behaupten; doch glaube ich aus der Formähnlichkeit der Elemente darauf schliessen zu dürfen, dass die intracellulären Sekretkugeln, die Schollen im Drüsenlumen und die rundlichen Gebilde im Centrum der Prostatasteine identisch sind.

Analog meiner Auffassung denkt sich Stilling (l. c.) die Entstehung der Prostatasteine; er beschreibt intracelluläre hyaline Körper, die, den Kern an Grösse bei weitem übertreffend, eine Schichtung erkennen lassen und durch Zerfall der Zelle frei werden. Ferner hat er in absterbenden Zellen leere Blasen mit scharfem Rande gesehen, die sich später auch in den

Drüsenlumina finden. Aus ihnen, wie aus den vorher genannten hyalinen Körpern lässt er den Kern grösserer Prostatasteine zusammengesetzt sein. Mit welcher dieser beiden Formen meine Sekretkugeln identisch sind, vermag ich nicht zu sagen; im Gegensatz zu den Angaben Stilling's (l. c.) finde ich in meinen Präparaten, wie auch Figur 2 zeigt, den Kern der mit Sekretkugeln angefüllten Zellen unverändert vor. Es wäre eher an eine Identität der Blasen Stilling's und meiner Sekretkugeln zu denken; denn eine Schichtung, wie sie seine hyalinen Körper zeigen, habe ich nirgends gesehen; andererseits sind meine Kugeln durchaus nicht hohl, sondern ich spreche sie wegen ihres homogenen gefärbten Innern sowohl innerhalb, als auch ausserhalb der Zellen bei gleichzeitig sich findender scharfer Kontur als solide Gebilde an. Ob die gelblichen und bräunlichen Pigmentschollen, die Klein (l. c.) in dem Drüsenlumen als auch in spindelförmigen Zellen der menschlichen Prostata gesehen hat, identisch mit meinen Sekretkugeln sind, vermag ich nicht zu sagen[1]).

Lymphknötchen.

Weiterhin will ich noch einem Befund erwähnen, für den ich in der Litteratur nur ein Analogon fand, nämlich das Vorkommen von Lymphknötchen im Bindegewebe der mensch-

[1]) Nachträgliche Bemerkung: Die Arbeiten Fürbringer's die Waldeyer in der Monographie „die Geschlechtszellen" (Hertwig's Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwickelungslehre der Wirbeltiere 1902, I. Lief.) citiert, sind mir leider bei der Litteraturzusammenstellung entgangen, und haben daher die von ihm gemachten Befunde nicht Berücksichtigung gefunden.

Ähnliche Gebilde, wie sie Waldeyer in seiner eben citierten Monographie auf p. 93 in Fig. 5 unter 7 als „Lecithinkörper, aus der Prostata stammend" wiedergiebt, habe ich in fixiertem menschlichem Ejakulat nach Heidain'scher Haematoxylin- und Rubinfärbung als rot gefärbte Kügelchen angetroffen. Wegen der Ähnlichkeit ihres färberischen Verhaltens sowie ihrer Gestalt erachte ich sie für identisch mit jenen im Drüsenlumen sich findenden Sekretschollen, die ich von dem intracellulären Sekretkugeln ableitete; ich spreche sie demgemäss für Sekretkugeln an, die nicht zum Aufbau von Prostatasteinen verwendet und daher als isolierte Gebilde zusammen mit dem Succus prostaticus ejakuliert wurden.

lichen Prostata. Walcker (l. c.) führt ihr Vorkommen in der Prostata des Hundes an; sie sollen ziemlich konstant, nahe der Mitte der lateralen Oberfläche der Drüse, gelegen sein. Er fand sie von einer dünnen Lage von Bindegewebsfasern umgeben und konstatierte auch innerhalb der Lymphknötchen Einstrahlungen der peripheren Fasern.

Ich sah in 2 menschlichen Prostatae solche Lymphknötchen, ohne dass ihre Lage eine stets bestimmte gewesen wäre. Sie lagen dicht dem Epithel von Drüsenräumen an. Gegen das umgebende Bindegewebe waren sie nicht deutlich abgegrenzt, wohl aber zeigten sie auch in ihrem Innern Bindegewebsfasern; die diese Lymphknötchen zusammensetzenden Elemente sind kleine Lymphocyten. Eine Durchwanderung derselben ins Drüsenlumen habe ich nicht beobachten können, doch ist die Annahme eines solchen sehr wahrscheinlich. Es lässt sich nun nicht mit Bestimmtheit sagen, ob diese kleinzellige Ansammlung ein pathologischer Prozess ist. Es spricht jedoch das vollkommene Fehlen sonstiger Entzündungserscheinungen, sowie das analoge Vorkommen solcher Lymphknötchen in andern Drüsen für ihre physiologische Stellung.

Elastisches Gewebe.

Die Existenz von elastischem Gewebe erwähnen viele Autoren, ohne nähere Angaben über die Anordnung derselben zu machen. Die erste genauere Beschreibung dieser Verhältnisse, wie sie sich beim Hunde finden, giebt Antonini (1) wieder. Er unterscheidet eine um die Urethra circulär verlaufende Schicht als Fasci urethrali, eine unter der Schleimhaut des Colliculus liegende als Fasci ortriculari und das Fasernetz des Drüsengewebes als Fasci glandulari. Als zweiter hat Walcker (l. c.) die Verteilung des elastischen Gewebes in der Drüse des Hundes, besonders bezüglich seines feineren Verhaltens in dem peripheren

Drüsenteil untersucht. An menschlichem Material sind genauere Beobachtungen über die Verteilung elastischer Fasern in der Prostata noch nicht gemacht worden.

Ich habe Gelegenheit gehabt, menschliche Prostatae des verschiedensten Alters zu untersuchen. Die mit Weigert's Fuchsin und Triepel'schem Orceïn (26) behandelten Schnitte zeigten nun eine enorme Entwickelung und eigentümliche Anordnung des elastischen Gewebes, die ich im nachfolgenden wiedergeben werde.

Eine genaue Einsicht in die Verhältnisse gewinnt man am besten durch Vergleichung der Bilder von Längs- und Querschnitt durch die Prostata.

Auf einem Längsschnitt durch die Prostata eines sechs Wochen alten Kindes sieht man, wie die elastischen Faserzüge der Blase sich in die Wand der Urethra fortsetzen; wie ein entsprechender Querschnitt zeigt, handelt es sich — auf die Längsrichtung der Urethra bezogen — sowohl um längs- als auch circulärlaufende Fasern. Doch kreuzen sich die Fasern beider Verlaufsrichtungen so sehr, dass eine deutliche Abgrenzung in zwei Lagen nicht möglich ist. Dieses Verhalten zeigen die Fasern in der vorderen und teilweise auch lateralen Wand der Pars prostatica urethrae. In der hinteren Wand ist dagegen, besonders in dem proximalen Teil eine deutliche Schichtung in eine nach innen zu gelegene, längs verlaufende, und eine darunter liegende circuläre Faserlage zu konstatieren. Wir haben demnach — die Faserrichtung im Sinne unserer Körperebenen betrachtet — eine sagittale, von oben nach unten und eine frontale, von rechts nach links verlaufende Schicht zu unterscheiden.

Ein Querschnitt belehrt uns, dass die Längsschicht in dem proximalen Teil ausschliesslich in dem Colliculus seminalis liegt und hier besonders stark in einer axial verlaufenden Leiste auftritt. Diese Anordnung erhält jedoch weiter distal eine Ver-

schiebnng von dort an, wo durch die Einbettung des Uterus masculinus, der Ductus ejaculatorii und der grossen Prostataausführungsgänge in die Urethralschleimhaut die höchste Stelle des Colliculus seminalis gebildet wird. Wir sehen nämlich in dem Colliculus seminalis keine längsverlaufenden elastischen Fasern mehr; im Gegenteil strahlen nun ausschliesslich in denselben Fasern ein, die von der horizontalen Lage ihren Anfang nehmen; sie steigen in die Substanz des Colliculus sem. von dieser Basis aus in die Höhe, umgeben die hier liegenden Drüsenräume mit einem Geflecht sich kreuzender Fasern und bilden vor Allem die starke von Antonini beim Hunde beschriebene Fasci ortriculari dicht unter der Schleimhaut des Colliculus. Auf einem Längsschnitt erkennt man, wie diese Lage über die höchste Kuppe sich wie ein Dach ausspannt, um sowohl distal als auch proximal sich allmählich in die horizontale Basalschicht zu verlieren. An dem proximalen Ende sieht man, dass die vorher erwähnte Längsfaserschicht sich deutlich gegen die horizontale Decklage absetzt, und zwar dort, wo diese sich in ihre basale Matrix versenkt.

Die Längsfasern nämlich ziehen hier an dem Colliculus vorbei, um sowohl in die Drüsensubstanz, besonders der oberen Partieen als auch in die Wand der grossen Ausführungsgänge, und in die horizontale Basalschicht einzustrahlen. Von dieser letzteren gehen weiterhin starke Züge elastischen Gewebes zu den vorhererwähnten Kanälen. Die Ausführungsgänge der Prostata besitzen eine längs verlaufende innere und eine circuläre äussere Schicht, welche bei den durch dichotomische Teilung sich peripheriewärts verjüngenden Gängen in einander übergehen; so sehen wir schliesslich die äussersten Enden der secernierenden Räume, die Alveolen von einem Geflecht sich kreuzender Fasern umgeben, das dicht unter der vorher erwähnten Lage platter Bindegewebszellen zwischen dieser und dem Muskelfasernetzwerk verläuft. Ebenso strahlen von jener horizontalen Platte elastische

Faserzüge in das sonstige Drüsenzwischengewebe aus und verfolgen dasselbe bis in die Septen und Septula, um sich peripheriewärts mit Faserzügen zu vereinen, die die Kapsel in das Parenchym entsendet.

Die Kapsel enthält auch eine grosse Menge elastischen Gewebes und schickt an der vorderen drüsenfreien Region der Drüse gröbere Faserzüge gegen die Urethralschleimhaut.

Wir finden also in der Prostata eine zum grössten Teil aus elastischen Fasern bestehende Kernmasse, von der aus alle Faserzüge ihren Anfang nehmen; es ist dies der, auch von Waldeyer (27) erwähnte, Central-noyaux der französischen Autoren.

Infolge dieser Anordnung des Drüsenzwischengewebes kann man daher, wie ich schon oben bei der Besprechung der Drüsenverhältnisse hervorhob, im Prostataparenchym sehr wohl einen centralen kompakten, hauptsächlich von Stützgewebe eingenommenen Teil und einen peripheren Teil, der besonders von Drüsenräumen ausgefüllt wird, unterscheiden.

Vergleicht man mit dem soeben entworfenen Bilde von der Anordnung des elastischen Gewebes die Schilderungen, die Henle (l. c.), Toldt (l. c.) und Waldeyer (l. c.) von dem Bindegewebsgerüstwerk der Prostata im allgemeinen geben, so ist die übereinstimmende Ähnlichkeit der beiden Darstellungen zu Grunde liegenden Verhältnisse auffallend. Es fällt daher nicht schwer, zu konstatieren, dass alle bisherigen Autoren überall dort, wo sie von der Anordnung des muskulären oder Bindegewebsgerüstes sprachen, zugleich auch die Lageverhältnisse des elastischen Gewebes schilderten, nur hatten sie keine Ahnung von der kolossalen Entwickelung desselben.

Offenbar schon eine richtigere Vorstellung haben Charpy und Poirier (l. c.); bei ihnen heisst es: »La calonne centrale est formée de tissu élastique presque pur ne contenant que

quelques fibres de tissu conjonctif mais confermant un grand nombre de fibres musculaires«.

Dass der axiale Längsstrang des Coll. sem. hauptsächlich aus elastischen Fasern besteht, ist auch schon von den Autoren erkannt worden, welche die grosse Menge derselben sonst im Drüsenkörper noch nicht erwähnen.

Wir werden weiter unten sehen, dass dem elastischen Gewebe bei der Ansammlung und Ausstossung des Drüsensekretes eine nicht unbedeutende Rolle zuzuschreiben ist.

Physiologischer Nachtrag.

Das was wir allgemein als Prostatadrüse bezeichnen, ist streng genommen nicht eine Drüse, sondern ein Conglomerat von 15 bis 32 Einzeldrüsen. Wenn deren Zahl von den meisten Autoren auf 30—50 angegeben wird, so ist das eine falsche Auffassung der Verhältnisse. Denn nicht die Anzahl der Drüsenläppchen, sondern die der Ausführungsgänge ist zu berücksichtigen, weil zum Begriff einer Drüse neben den das Sekret liefernden Teilen notwendigerweise der Ausführungsgang gehört.

Dadurch kann aber die Beurteilung der Stellung der Prostata als Organ durchaus nicht beeinflusst werden. Denn es ist zu berücksichtigen, dass die verschiedenen im Prostatakörper sich findenden Gewebsarten und -Anordnungen nicht so isoliert zu betrachten sind, wie sie morphologisch erscheinen; sondern die hier allein berechtigte Auffassung ist die vom physiologischen Standpunkt; von diesem aus erscheinen, ob man nun von Einzeldrüsen oder dem aus Einzeldrüsen zusammengesetzten Drüsenkörper der Prostata spricht, alle andern Gewebsarten, wie glatte Muskeln, Bindegewebe, elastisches Gewebe und Gefässe, wie bei jeder andern Drüse, so auch hier dem epithelialen Bestandteil untergeordnet.

Es sind daher die Anschauungen von Ellis (7), dass die Hauptbedeutungen der Prostata in der Muskulatur liege und der Ausdruck »Drüse« vermieden werden solle, ebenso unhaltbar wie die Harrison's (10), wonach die Prostata die Blase zu stützen und ihr als Sphinkter zu dienen habe.

Da das sonst nur gering entwickelte Drüsenzwischengewebe bei der Prostata eine kolossale Ausbildung erfahren hat, so kann bei den individuell auftretenden Variabilitäten in den Mengenverhältnissen der verschiedensten Gewebe, bald mehr das eigentliche Drüsenparenchym, bald die glatte Muskulatur in den Vordergrund treten. Es haben daher einzelne Autoren, wie Rüdinger und Waldeyer mit gewisser Berechtigung von glandulösen und muskulösen Prostatae geredet, wobei sie nur der rein morphologischen Momente, gedachten. ohne auch nur im geringsten an der spezifischen Drüsennatur der Prostata zu zweifeln.

Gegen die vorher citierten irrigen Meinungen Ellis' und und Harrison's will ich zu den Momenten, die Walcker (l. c.) gegen sie ins Feld führt, noch eins hinzufügen: Wenn die in der Prostata sich findende Muskulatur Sphinkterfunktion hätte, so müsste, da doch die Drüsenmassen in jene eingebettet sind, bei jeder Kontraktion der Urethra durch diesen Prostatamuskel, auch eine Ausstossung von Sekret erfolgen; dieses widerspricht jedoch vollkommen den Thatsachen.

Die starke Ausbildung des Drüsenzwischengewebes der Prostata, die, wie wir oben gesehen haben, alle jene Abweichungen ihres Drüsentypus vom Schema bedingt, ist doch offenbar deshalb erfolgt, weil sie notwendig ist.

Die Prostata hat einer Funktion zu genügen, deren Hauptmoment einmal in der Ansammlung grosser Sekretmassen und dann deren kräftigster Ausstossung im gegebenen Augenblick besteht.

Über die Art der Sekretion wissen wir eigentlich nichts Genaues; die Autoren, die sich über dieselbe äussern, nehmen nicht eine kontinuierlich erfolgende an; sie soll vielmehr durch einen besonderen Nervenreiz angeregt auf der Höhe der geschlechtlichen Erregung kurz vor der Ejakulation erfolgen. Man glaubt sich zu dieser Annahme dadurch berechtigt, dass man nur verhältnismässig wenig sekretgefüllte Drüsenräume antrifft, wenn man einige Schnitte daraufhin prüft.

Henle (l. c.) streifte die Frage, ob die bei lang dauernder Erection in der Harnröhre sich findenden Schleimmassen nicht aus Prostatasekret bestehen könnten; er muss bei diesem Vorgang an die Möglichkeit einer kontinuierlichen Sekretion und einer bei jeder geschlechtlichen Erregung erfolgenden Ausstossung des Sekrets unter minimalem Druck gedacht haben.

Für die Berechtigung der Annahme einer dauernden Sekretion, der ich auch zuneige, scheinen mir verschiedene Umstände zu sprechen. Die distalen Enden der sekretgefüllten Zellen sind stets von Spuren amorphen Sekrets bedeckt; man findet ferner in jedem Querschnittsbilde in den Drüsenräumen angehäuftes Sekret; es bedeutet das bei der Grösse der Drüsenräume und dem umfangreichen Volumen des Organs eine nicht zu unterschätzende Menge freien Sekrets.

Es wird also wohl während einer längeren geschlechtlichen Ruhepause eine langsame Ansammlung von Sekret im Drüsenraum erfolgen, die durch jede geschlechtliche Erregung gesteigert wird. Die Bedingungen für eine solche Amsammlung von grössern Sekretmassen sind durchaus gegeben; denn die dicht dem Epithel der Drüsen anliegenden elastischen Fasern gestatten es, dass die in Falten gelegte innerste Lage sich unter dem Druck des angestauten Sekrets glättet; es ist daher die Annahme sehr plausibel, dass diese Spannung bis zur äussersten Dehnbarkeitsgrenze der elastischen Fasern vorwärts schreitet; hierdurch wird vermittelst Leitung sensibler Fasern eine ge-

schlechtliche Erregung hervorgerufen, die je nach ihrem Grade die Kontraktion der die Drüsenräume umspinnenden glatten Muskelfasern mehr oder weniger kräftig anregt. Vielleicht ist von diesem allmählich anwachsenden Druck neben der Anstauung des Samens in seinen Behältern jene in dem Geschlechtsleben des Mannes zu beobachtende Periodicität des gesteigerten sexuellen Empfindens abhängig zu machen. Dass die Sekretion der Prostata eine kolossale sein kann, ist eine bekannte Thatsache; es spricht die durch die andauernde Erregung erhöhte Sekretionsfähigkeit durchaus nicht gegen die Annahme eines unter gewöhnlichen Verhältnissen sich langsam abspielenden Sekretionsprozesses. Ausserdem sehen wir ja, dass die Drüsenzellen zur selben Zeit an verschiedenen Stellen auch ein verschiedenes Funktionsstadium zeigen, so dass also eine alternierende Reihenfolge der einzelnen Drüsenteile in der Funktion anzunehmen wäre.

Die Sekretion selbst besteht darin, dass der Protoplasmaleib der Zelle, soweit er von Filarnetzwerk erfüllt war, ausgestossen wird, was die oben wiedergegebenen mannigfachsten Zellbilder zur Folge hat.

In Räumen, wo viel Sekret angestaut ist, sieht man die distalen Teile der Zellen vollkommen in Sekret zerflossen, so dass seine Massen dem in dem homogenen Protoplasma liegenden dunklen, kleinen Kern aufgelagert erscheinen. Es erfolgt demnach die Sekretion nach dem Modus der Schleimzellen, während das Aussehen der sekretgefüllten Zelle wegen des Filarnetzwerkes mehr den serösen ähnelt.

Zuweilen habe ich in den amorphen Sekretmassen noch ganze Zellleiber mit scharfen Konturen angetroffen; ob sie die noch nicht in flüssiges Sekret zergangenen distalen Enden von Zellen sind, oder ob wir es mit vollkommen ausgefallenen Zellen zu thun haben, vermag ich nicht zu entscheiden; doch scheint mir ein regelmässiges Ausfallen von Zellen nicht wahrscheinlich,

da man sonst vielmehr Kerne oder Kernreste in den Sekretmassen finden müsste. Hieraus ergiebt sich auch die Unzulänglichkeit der Annahme einer Mehrschichtigkeit des Epithels; diese sollte ja erklärt werden durch das Ausfallen der oberen Zellschichten, für die die unteren eine Matrix bildeten.

Neben dem Succus prostaticus, der wohl als serös zu bezeichnen ist, müssen wir als ein zweites Produkt der Drüsenzellen die Sekretkugeln auffassen.

Diese werden bei der Ausstossung des flüssigen Sekrets mit in das Lumen entleert, wo sie die oben angedeuteten chemischen Umänderungen erfahren.

Wie ich zuvor betonte, ist die Annahme einer geringen Ejakulation bei jeder geschlechtlichen Erregung durch eine entsprechend geringfügige Muskelkontraktion berechtigt. Diese sich des öfteren wiederholenden Muskelkontraktionen ballen offenbar viele solcher zunächst noch isolierten Sekretschollen zu jenen jungen Stadien der Prostatasteine zusammen, in deren Centrum noch die Konturen der einzelnen Schollen erhalten sind. Durch weiter einwirkenden Druck, sowie allmählich fortschreitende chemische Umsetzung erfahren die Prostatasteine die oben geschilderten Veränderungen. Es ist demnach ein Wachstum der Prostatasteine im Sinne Rüdinger's (l. c.), der sie sich auf ihrem Wege durch die Ausführungsgänge vergrössern lässt, durchaus nicht anzunehmen; sondern es ist die definitive Grösse der Steine abhängig von der grösseren oder kleineren Menge der zufällig am Platze vorhandenen Sekretkugeln, wenn die ersten schwachen Muskelkontraktionen das Zusammenballen derselben einleiten.

Haben wir vorher die Anwesenheit des elastischen Fasernetzes rings um die äussersten Drüsenacini durch ihre Funktion vollkommen erklärt gefunden, so erübrigt noch, die physiologische Stellung des im Centrum der Prostata vorhandenen elastischen Gewebsgerüstes zu beleuchten.

Zunächst möchte ich jedoch noch auf die physikalischen Eigenschaften des sogenannten »elastischen Gewebes«, die hier in Frage kommen, eingehen. Unter Elastizität versteht Triepel (26) den Widerstand, den die einzelnen Moleküle eines Körpers der durch eine äussere Kraft hervorgerufenen Lageveränderung entgegen setzen. Diese Kraft besitzt nach Triepel's Untersuchungen das »elastische Gewebe« im Gegensatz zu andern Geweben unseres Körpers in verhältnismässig geringem Grade; so beträgt der Elastizitätmodul des Knochens 2000, der des »elastischen« Gewebes 0,02—0,1, Umsomehr zeichnet sich das »elastische« Gewebe durch seine kolossale Dehnbarkeit aus; es können seine Fasern ungefähr um 125 % der natürlichen Länge gedehnt werden. Es imponiert uns daher überall das »elastische« Gewebe durch seine Dehnbarkeit, während die elastischen Kräfte, wenn sie in ihm wachgerufen werden, bei der geringen Querschnittsentwickelung nur klein sind.

So sehen wir, wie bei einer gewissen Grösse des Druckes, den die angesammelten Sekretmassen auf die Wand der Drüsenräume ausüben, die elastischen Fasern dank der ihnen zukommenden grossen Dehnbarkeit ad maximum gespannt werden. Sobald das Sekret nun durch die erste Muskelkontraktion aus dem Drüsenraum gepresst wird und somit der von innen her ausgeübte Druck an Intensität nachlässt, werden die elastischen Fasern, wie ein Gummiband sich wieder zusammenziehen und dadurch die Wirkung des sich weiter contrahierenden Muskels nicht unwesentlich unterstützen.

Was die dicken Lagen elastischen Gewebes in der Wand der Ausführungskanäle betrifft, so ist hier zunächst Folgendes zu berücksichtigen. Es wird von den meisten Autoren, den peripheren Teilen der Prostata, besonders aber dem Colliculus seminalis und dessen Umgebung ein cavernöses Gewebe zugesprochen. In meinen Präparaten hob es sich nicht besonders ab, was bei der bekannten individuellen Variabilität des Prostata-

parenchyms nicht gegen die Existenz desselben in der Mehrzahl der Fälle spricht. In der Prostata des Hingerichteten waren die cavernösen Räume wegen der durch die Verblutung eingetretenen Blutleere bis zur Unkenntlichkeit comprimiert, wie es die Abbildung auf Tafel V zeigt.

Es ist nun die Annahme nicht von der Hand zu weisen, dass durch die strotzende Blutfülle, wie sie bei jeder geschlechtlichen Erregung vorhanden ist, das Lumen der Ausführungsgänge comprimiert wird. Einen solchen Verschluss der Ductus ejaculatorii sowie der Prostataausführungsgänge nimmt Walcker auch an, nur lässt er ihn durch Muskelwirkung entstehen. Seine, sowie meine Annahme setzen also voraus, dass das Prostatasekret, am Abfluss gehindert, durch die starken Muskelkontraktionen unter einen hohen Druck gesetzt wird, der schliesslich so gross wird, dass er die Widerstände überwindet. Dieses wäre nicht möglich, wenn die Wand der genannten Kanäle aus anderem als elastischem Gewebe bestände. Dieses hat hier eine ähnliche Funktion wie in der Arterienwand, indem dasselbe im Moment, wo die Sekretwelle gegen die Wand des comprimierten Ausführungsganges anschlägt, nachgiebt.

Wir haben oben ausser den elastischen Fasern in den Wänden der Kanäle und den der Drüsenräume im Colliculus seminalis, eine dicht unter der Schleimhaut desselben gelegene Lage kennen gelernt, die gleichsam wie ein Gewölbe sich von der Basis der horizontalen Faserlage abhebt und unter sich neben den erwähnten Kanälen und Drüsen das cavernöse Gewebe birgt.

Diese Lage elastischen Gewebes begünstigt in besonderem Maasse vermöge ihrer Dehnbarkeit die Anschwellung des Colliculus seminalis. Es besteht daher meiner Ansicht nach die Annahme der Autoren von dem Verschluss der Harnröhre nach der Blase hin durch den ad maximum gedehnten Colliculus seminalis zu Recht. Walcker widerspricht dieser Auffassung, einmal weil dadurch die Mündung der Ausführungskanäle verlegt

werden würde; andrerseits fand er bei einem Ausguss der künstlich hyperämisch gemachten Harnröhre den Colliculus seminalis nur mässig in das Urethrallumen vorspringen. Dass die Mündungen der Ausführungsgänge durch den Verschluss der Harnröhre verlegt werden, glaube ich auch; und vielleicht wird dadurch die durch die Kompression nicht vollständige Verlegung der Kanäle erst eine vollkommene. Es muss nun dem Anprall des unter so kolossalem Druck ejakulierten Sekrets, das vermöge des Verlaufs der Ausführungsgänge in distaler Richtung entleert wird, die gleichfalls elastische vordere und seitliche Urethralwand nachgeben; dieser hierdurch geschaffene äusserst schmale Spalt begünstigt die durch rythmische Kontraktionen und Dilatation des Bulbocavernosus zustande kommende Saugwirkung, welche schliesslich den ejakulierten Samen und Prostatasaft aus der Harnröhre hinaustreibt. Dieselbe Dehnbarkeit der Urethralwand hat diese sich auch unter dem Druck der Walcker'schen Injektionsmasse soweit erweitern lassen, dass der Colliculus nur als schwacher Vorsprung imponierte.

Da nach dem Passieren der ersten Sekretwelle die Verlegung der Ausführungsgänge sofort wieder eine vollkommene wird, wegen des den elastischen Fasern der Urethra und der andern Ausführungsgängen eigenen Bestrebens, ihre natürliche Lage wieder einzunehmen, als auch wegen der fortdauernden Kompression der Gänge durch die strotzend gefüllten cavernösen Räume, so ist das plötzliche Hervorschiessen der Sekretmassen bei weiteren Ejakulationen in derselben Weise gesichert.

Zum Schlusse ist es mir noch eine angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. Bonnet, für die Anregung zur Bearbeitung des Themas, sowie die Überlassung der Präparate vom Hingerichteten, meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Litteraturverzeichnis.

1. Antonini. Distribuzione del tessato elastico nella prostata del cane. Monit. Zool. ital. 1897, cit. n. Walcker.
2. Athanasow. Recherches histologiques sur l'athrophie de la Prostate. Journal de l'anat. et de la phys. 1898.
3. Bonnet. Entwickelungsgeschichte der Haussäugetiere 1891.
4. Böhm und Davidoff. Lehrbuch der Histologie etc. 1898.
5. Brösicke. Lehrbuch der normalen Anatomie 1895.
6. Disselhorst. Die accessorischen Geschlechtsdrüsen der Wirbeltiere mit besonderer Berücksichtigung des Menschen. Wiesbaden 1897.
7. Ellis. An account of the arrangement of the muscular substance in the urinary and certain of the generative organs of the human body. Med. chir. trans. Vol. XXXIX. cit. n. Walcker.
8. Gegenbauer. Lehrbuch der Anatomie des Menschen 1899.
9. Griffiths. Observations of the anatomy of the prostate. Journal of anat. and phys. 1889, Vol. XXIII.
10. Harrison. cit. n. Walcker.
11. Henle. Handbuch der systematischen Anatomie 1873. — Grundriss der Anatomie des Menschen. Herausg. v. Fr. Merkel 1901.
12. Hyrtl. Lehrbuch der Anatomie des Menschen 1889.
13. Klein — in Stricker's Handbuch der Gewebelehre des Menschen 1871. — Grundzüge der Histologie 1890.
14. Kölliker. Handbuch der Gewebelehre 1867—1889, Bd. I.
15. Langerhans. Über die accessorischen Drüsen der Geschlechtsorgane. Virch. Arch. 1874, Bd. LVI.
16. Maziarsky. Über den Bau und die Einteilung der Drüsen. Anat. Hefte 1901, Bd. XVIII.
17. Orth. Kursus der normalen Histologie 1888.
18. Poirier u. Charpy. Traité de l'Anatomie humaine 1901, Tom. V.
19. Rauber. Lehrbuch der Anatomie des Menschen 1897.

20. Reinke. Kurzes Lehrbuch der Anatomie des Menschen 1899.
21. Rüdinger. Zur Anatomie der Prostata, des Uterus masculinus und der Ductus ejaculatorii beim Menschen. München 1883.
22. Sobotta. Atlas und Grundriss der Histologie und mikroskopischen Anatomie des Menschen 1902.
23. Stilling. Beobachtungen über die Funktion und über die Entstehung der postatischen Concremente. Virch. Arch. 1884, Bd. 98.
24. Stöhr. Lehrbuch der Histologie und der mikroskopischen Anatomie 1898.
25. Szymonowicz. Lehrbuch der Histologie und mikroskopischen Anatomie 1901.
26. Triepel. Zur Orceïnfärbung. Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie u. mikr. Technik 1897. — Einführung in die physikalische Anatomie 1902.
27. Toldt. Lehrbuch der Gewebelehre 1877 u. 1888.
28. Waldeyer. Das Becken 1900.
29. Walcker. Beitrag zur Kenntnis der Anatomie und Physiologie der Prostata nebst Bemerkungen über den Vorgang der Ejakulation. Arch. f. Anat. u. Entw. 1899.

Erklärung der Tafel.

Querschnitt durch den Colliculus seminalis distal von der Mündung des Uterus masculinus und der Ductus ejaculatorii. 23jähr. Hingerichteter. Orceïnfärbung.

H = Querschnitt der Harnröhre; Dr = Drüsenräume; Dr_1 = Drüsenräume, aus denen das Epithel ausgefallen ist; V = Entblutete und stark comprimirte Venen.

ÜBER DIE
SPINALGANGLIENZELLEN
UND
VORDERHORNGANGLIENZELLEN
EINIGER SÄUGER.

VON

HUGO FUCHS,
ERLANGEN.

Mit 14 Figuren auf der Tafel VI/VII.

Bekanntlich teilen sich fertig gebildete Spinalganglienzellen nie mehr: die Vermehrung hat nur in sehr früher Periode des Embryonallebens statt, zu jener Zeit, in der die Ganglienzellen durch Differenzierung aus den Ganglienleistenzellen hervorgehen. Bei der Zellteilung aber spielen die Centralkörperchen, als Polkörperchen der sich bildenden Spindel, eine hervorragende Rolle; und da diese Bedeutung der Centralkörperchen lange Zeit die einzige war, die man ermitteln konnte, glaubte man, die Centralkörperchen seien thatsächlich nur temporäre, ad hoc: d. h. zum Dienste der Mitose sich formende Gebilde, Differenzierungen des Protoplasmas, welche, nach erfolgter Zellteilung, wieder verschwänden, auf irgend eine Weise, sei es, dass sie sich im Protoplasma auflösten, sei es, dass sie in die Substanz des Kernes mit einbezogen würden. Diese Meinung trägt, meines Ermessens, a priori die Unwahrscheinlichkeit in sich selbst. Als man die Zellen entdeckte, glaubte man, dieselben entstünden oder könnten wenigstens entstehen aus ungeformter, indifferenter organischer Materie; mit der Zeit lernte man erkennen, dass dies in der Gegenwart nie und nimmermehr der Fall sei und Virchow konnte daher, als obersten Grundsatz künftiger Zellforschung, im Jahre 1859 den Satz aufstellen: omnis cellula e cellula. — Mit dem Kern hielt man es lange Zeit ebenso: er sollte eine Differenzierung des Protoplasmas sein, die sich zur Zeit noch immer wieder und wieder vollziehen könnte und würde. Auch dies erwies sich als irrig: es mag oder vielmehr es hat sich wohl in grauer Vorzeit der Kern aus dem Protoplasma heraus differenziert, wie die Zelle aus ungeformter orga-

nischer Materie, heutzutage stammt, soweit die Wissenschaft es hat feststellen können, jeder Kern von seinesgleichen ab und geht aus einem Mutterkern durch direkte oder indirekte Teilung hervor. Und ähnlich, glaube ich, geht es zur Zeit noch — wenigstens teilweise — mit den Centralkörperchen. Wenn man gegenwärtig auch zumeist sie als ein dauerndes Organ der Zelle ansieht, so taucht doch von Zeit zu Zeit die Meinung immer wieder auf, sie seien nur temporäre protoplasmatische Gebilde. Ich kann mir von vornherein nicht denken, dass Elemente, denen, abgesehen von den Vorgängen während der Mitose, solch' fundamentale Bedeutung, wie es bei den Centralkörperchen der Fall ist, zukommt — ich erinnere an ihre mit absoluter Sicherheit nachgewiesene Rolle bei der Spermatogenese, an ihre mit grosser Wahrscheinlichkeit ermittelte Aufgabe in Flimmerzellen, in denen sie jedenfalls, zu den Basalkörperchen umgewandelt, zum Motor der Flimmern werden —, ich sage, es ist von vornherein höchst unwahrscheinlich, dass solche Elemente nur vorübergehende protoplasmatische Differenzierungen seien. Und wenn wir einstweilen über die Funktion der Centralkörperchen weiter gar nichts wüssten, als dass sie zu den unentbehrlichen Voraussetzungen der Zellteilung gehören, so wäre damit für ihr ausschliessliches Vorkommen während der Mitose, für eine gerade hierzu von Zeit zu Zeit immer wieder erfolgende Differenzierung absolut noch Nichts bewiesen.

Auch vom Kerne wusste man lange Zeit weiter Nichts, als dass er mit den Vorgängen der Zellteilung aufs Allerengste verknüpft sei; und doch liess man, von der Erwartung ausgehend, dass hiermit seine Aufgabe nicht erschöpft sei, nicht davon ab, nach weiteren Leistungen desselben zu suchen. Und man hatte sich nicht getäuscht. Heute wissen wir, dass viele Lebenserscheinungen in der Zelle ohne den Kern unmöglich sind: er nimmt hervorragenden Anteil am Stoffwechsel der Zelle — die Vorgänge der Assimilation z. B., das Wachstum, die Regeneration

und die Formbildung, kommen in kernlosen Protoplasmastücken nicht mehr vor und sind im höchsten Grade von der Anwesenheit des Kernes abhängig —; er ist Träger der im Chromatin erkannten Vererbungssubstanz u. s. f. Sollte es mit den Centralkörperchen nicht ähnlich stehen? Wäre es nicht denkbar, dass wir am Ende doch noch weitere Aufgaben derselben ermitteln könnten, als diejenigen sind, die man bisher mit mehr oder weniger grosser Sicherheit als solche erkannt hat? Mir will scheinen, dass von einem solchen Standpunkte aus das weitere Studium dieser kleinen, aber höchst wichtigen Gebilde mehr gefördert wird, als wenn wir, mit allzustarrer Einseitigkeit, unsere Untersuchungen immer auf eine Richtung beschränken. Indessen man hört, wie gesagt, immer wieder die Meinung, als seien die Centralkörperchen nur temporäre Gebilde, im Dienste der Mitose stehend, und man hat zur Stütze dieser Ansicht mit besonderer Vorliebe u. A. auch die Spinalganglienzellen hervorgeholt. Da man eben die Aufgabe der Centralkörperchen mit ihrer bekannten Rolle bei der Mitose erschöpft glaubte, und die fertigen Spinalganglienzellen sich ausgemachter Weise nicht mehr teilen, so nahm man an, dass diesen auch die Centralkörperchen fehlen müssten. Und in der That stimmten lange Zeit die gemachten Beobachtungen zu dieser theoretischen Auffassung. Denn während man, nach ihrer Entdeckung, die Centralkörperchen in rascher Folge in einer grossen Zahl verschiedener Zellarten auffand — alles allerdings Zellen, die sich nachgewiesenermafsen teilen —, wollte ihre Nachweisung in Ganglienzellen, speziell in den Spinalganglienzellen, trotz der hierauf verwandten, sorgfältigsten Mühe, nicht gelingen.

Indessen, auch diese Schwierigkeit wurde überwunden. von Lenhossék[1]) beschrieb als Erster Centralkörperchen in

[1]) von Lenhossék, Centrosom und Sphäre in den Spinalganglienzellen des Frosches. Arch. f. mikrosk. Anatomie u. Entwickelungsgesch. Band 46. Jahrg. 1895.

Ganglienzellen und zwar im Spinalganglion des Frosches; seine Bemühungen aber, auch in den Ganglienzellen der Säuger dieselben aufzufinden, blieben, ebenso wie die nicht viel später von Flemming[1]) angestellten Untersuchungen, fruchtlos. Nachdem dann mittlerweilen in verschiedenen Ganglienzellen einer ganzen Reihe von Tierarten die Centralkörperchen nachgewiesen waren, beschrieb, meines Wissens als Erster und bisher als Einziger, Bühler[2]) dieselben in den Spinalganglienzellen von Katze und Kaninchen. Seiner ausführlichen Besprechung und Beschreibung liegen in erster Linie allerdings Beobachtungen bei der Kröte (Bufo vulgaris) zu Grunde, die er gewissermafsen, wenigstens wie ich es verstehe, als Prototyp aufstellt und denen er dann die Befunde bei Katze und Kaninchen, als im Grunde und im Princip gleich oder doch sehr ähnlich, anreiht. Bühler fand die Centralkörperchen meist in der Zweizahl, hin und wieder nur eines, in allernächster Nähe des Kernes, oft durch ein Band — »primäre Centrodesmose« — mit einander verbunden, immer, und das ist ganz besonders hervorzuheben, als Mittelpunkt eines wohl ausgeprägten sogenannten centrierten Systems nach M. Heidenhain. Demnach liegen Centralkörperchen, Zellenmitte und Kernmitte auf einer geraden Linie, wobei aber im gegebenen Falle, abweichend vom Heidenhain'schen Postulate, die Centralkörperchen nicht in die Zellenmitte zu liegen kommen, ohne indessen etwa vom Kerne von hier verdrängt zu werden. Auch das andere Postulat, dass Centralkörper, Zellenmitte und Kernmitte

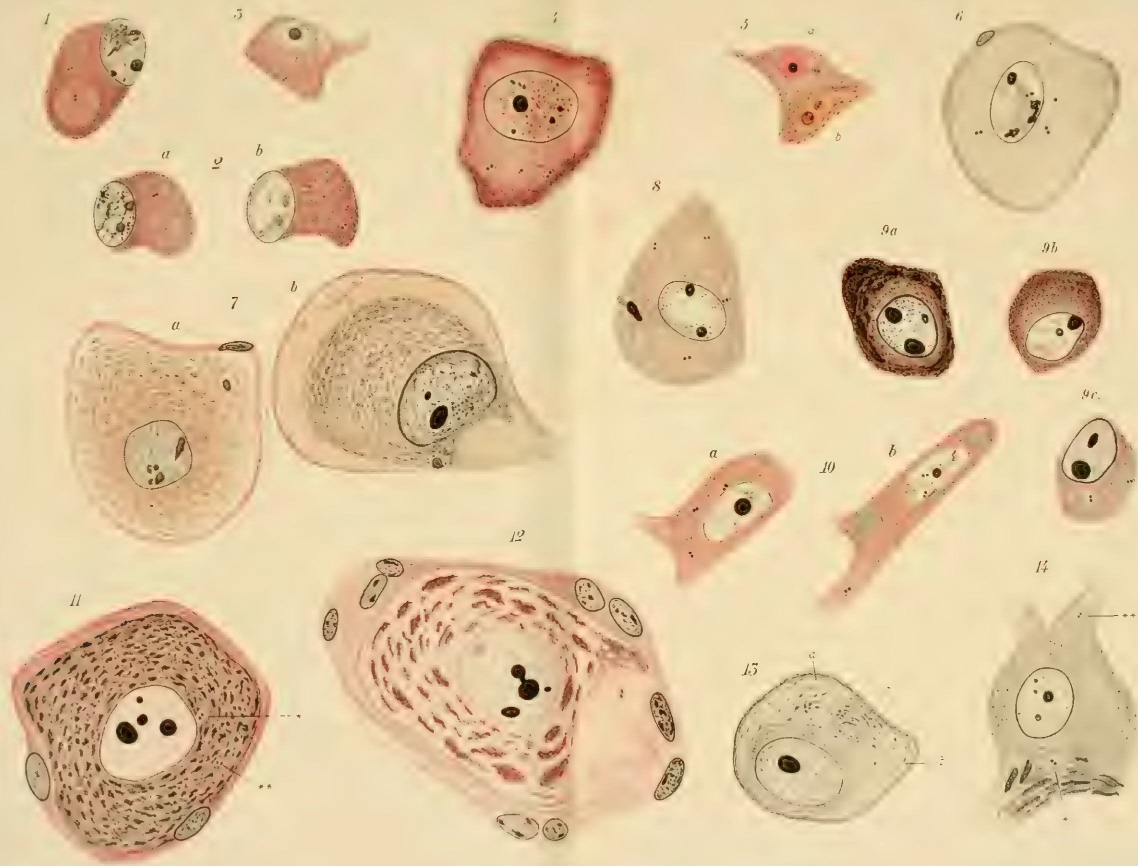
[1]) W. Flemming, Über den Bau der Spinalganglienzellen bei Säugetieren, und Bemerkungen über den der centralen Zellen. Arch. f. mikrosk. Anatomie u. Entwickelungsgesch. Band 46, Jahrg. 1895.

[2]) A. Bühler, Untersuchungen über den Bau der Nervenzellen. Verhandlungen der physikal.-med. Gesellschaft zu Würzburg. N. F., Bd. XXXI, No. 8. Febr. 1898.

auf einer geraden Linie liegen, trifft nur selten ganz zu, d. h. die Centralkörperchen liegen meistens etwas abseits von der Zellenhauptachse. Indessen findet Bühler diese Abweichung meist so gering, dass er sie auf Rechnung der subjectiven Fehlerquellen beim Messen der Zellen, hervorgerufen besonders durch die nur selten ganz regelmässige Form der Zellen, die fortwährend gegenseitiger Kompression ausgesetzt sind, setzen zu können glaubt. Er findet denn auch, bei der Kröte besonders schön ausgeprägt, organische Radien, welche, nicht ganz bis zur Zellperipherie reichend, sondern hier mit einem Netzwerk feiner Fäden wahrscheinlich zusammenhängend, radiär nach dem Centrum, den Centralkörperchen, hinstreben, indem sie dabei centralwärts vielfach zusammenfliessen, und die, ohne das Centrum ganz zu erreichen, mit knötchenartigen Anschwellungen enden und so mit ihren verdickten Enden eine Kugelschale um das Centrum bilden. Sie setzen sich zusammen aus feinsten Körnchen, Mikrosomen, die dort, wo mehrere Radien zusammenfliessen, anschwellen und verdickt erscheinen, mehr oder weniger, je nach der Zahl der sich vereinigenden Radien.

Bevor ich auf meine Befunde näher eingehe, habe ich ein paar Worte über die Methode der Darstellung der Centralkörperchen zu sagen. Es gelingt nämlich, wie bereits bemerkt, ihr distinktes Färben, so dass sie, von der Nachbarschaft sich deutlich abhebend, ohne Mühe zu erkennen sind, in Ganglienzellen, speziell in den Spinalganglienzellen, lange nicht so leicht wie in anderen Zellen. Es hat dies verschiedene Gründe: einmal will mir scheinen, dass in sehr vielen Ganglienzellen die Dichtigkeit der protoplasmatischen Substanz eine geringere ist als in anderen Zellen; es kann also, z. B. bei der Eisenalaundifferenzierung der nach M. Heidenhain gefärbten Schnitte, die Differenzierungsflüssigkeit sehr leicht eindringen und, von allen Seiten gleichmässig und schnell einwirkend, die Entfärbung der Centralkörperchen schneller bewirken, als dies in anderen Zellen der

Fall ist. Die Hauptschwierigkeit aber erwächst aus dem Vorhandensein der bekannten Plasmaschollen und unzähliger Körnchen, welche sich — letztere wenigstens teilweise — mit Eisenhämatoxylin schwarz, also wie die Centralkörperchen, färben, (Fig. 7, Zelle a und b, Fig. 9, a und b, Fig. 11). Unter diesem Gewirr von schwarzgefärbten Elementen die Centralkörperchen zu erkennen, ist meistens ein Ding der Unmöglichkeit. Selbst in Zellen, in denen, infolge intensiverer Differenzierung, diese Plasmaschollen und Körnchen bereits stärker erblasst sind, wie dies in Zelle b und besonders a der Fig. 7 zu sehen ist, sind die Centralkörperchen in der Regel nicht mit Sicherheit ausfindig zu machen. Nur in ganz seltenen Ausnahmefällen ist man in der Lage, sie von den schwarzen Schollen und Körnern zu unterscheiden, wie ich es in Fig. 11 und Fig. 12 dargestellt habe. Sie liegen hier in nächster Nähe des Kernes und heben sich gegen die Nachbarschaft deutlich ab. Doch sind das, wie gesagt, Ausnahmefälle; man läuft fortwährend Gefahr, sie mit anderen körnerartigen Gebilden zu verwechseln, resp. letztere für Centralkörperchen zu halten. Die Differenzierung muss daher weiter getrieben werden, bis zur fast völligen Entfärbung der Plasmaschollen. Indessen kommen wir hier an eine neue Schwierigkeit: es macht sich nämlich die intensive Differenzierung auch an der Färbung der Centralkörperchen geltend: ein bischen zu viel — und auch die Centralkörperchen sind völlig entfärbt und nicht mehr zu erkennen. Sie halten die Farbe wohl fester als die Protoplasmaschollen, aber man muss sehr auf der Hut sein, nicht zu lange zu differenzieren. Die Schwierigkeit, den geeigneten Moment abzupassen, ist, nach meiner Erfahrung, bei Ganglienzellen weit grösser als bei irgend welchen anderen Zellen. Differenziert man, wenn auch nur um ein Geringes, zu wenig, so sieht man wegen der Masse dunkelgefärbter Elemente nichts von Centralkörperchen; treibt man die Differenzierung weiter, um die anderen Elemente zu entfärben, so muss man



Lith. Anst. v. H. Jonas, Cassel
Verlag v. J. F. Bergmann, Wiesbaden

recht aufpassen, nicht zu weit zu gehen; und dieses ist nicht so leicht. Man bekommt indessen, bei der nötigen Ausdauer, auch hier die erforderliche Übung und dann gelingt die Darstellung der Centralkörperchen fast in jeder Zelle. Ich habe wenigstens mit der Zeit, bei einem Schnitte durch das Rückenmark und die zwei jeweiligen Spinalganglien, fast in jeder Zelle die Centralkörperchen bekommen, sowohl in den Zellen der Spinalganglien, wie auch in den Ganglienzellen des Rückenmarkes, speziell der Vorderhörner. Es liegt dieser Umstand aber nicht ganz allein in der Technik begründet, sondern, wie wir weiterhin sehen werden, sicher auch in der Eigenart meiner Befunde.

Die ersten diesbezüglichen Beobachtungen machte ich am Spinalganglion eines älteren Schweinefötus (etwa 18 cm N St lg). Als ich mich vor nicht langer Zeit mit Studien über das Ependym beschäftigte, zu denen ich u. A. auch Schweineföten untersuchte, fiel mir gelegentlich das merkwürdig deutliche Hervortreten der Centralkörperchen in den Spinalganglienzellen — ich hatte, um das Rückenmark möglichst zu schonen, die ganze Wirbelsäule samt Rückenmark und Spinalganglien geschnitten — auf. Als ich mir die Zellen dann näher ansah, wurde ich durch einen sehr merkwürdigen Befund überrascht. Ich konnte nämlich in den meisten Zellen, in den grossen wie in den kleinen, mehrere Gruppen von Körperchenpaaren feststellen, von denen jedes Paar jedem Anderen aufs Haar glich und welche Alle ganz genau das Aussehen von Centralkörperchen darboten. Es wollte mir anfangs absolut nicht in den Sinn, dass das Alles Centralkörperchen seien, zumal solche Befunde meines Wissens bisher noch nicht gemacht waren; schliesslich musste ich mich aber doch zu dieser Ansicht bequemen. Ich konnte mich nämlich bei anderen Tieren, bei Cavia, Maus und Kaninchen, überzeugen, dass die Dinge auch hier nicht anders liegen; und nicht etwa nur bei Embryonen

und Föten, sondern auch bei erwachsenen Tieren fand ich das Gleiche vor; und das ist ganz besonders wertvoll. Ich gebe eine Reihe von Abbildungen, von verschiedenen Tieren, Föten wie Erwachsenen, stammend, welche meine Beobachtungen erläutern mögen. Ich traf natürlich auch Zellen, in denen ich nur ein Paar Centralkörperchen auffinden konnte.

Man könnte eventuell einwerfen, es sei fraglich, ob all' diese Körnchenpaare, die man in den Figuren zu 2, 3, 4 und 5 Paaren abgebildet sieht, in der That Centralkörperchen seien. Ich glaube, dieser Zweifel schwindet bei näherer eingehender Betrachtung.

Die einzelnen Körnchenpaare gleichen sich, wie gesagt, aufs Genaueste, sie sind alle, je zwei und zwei, von einem körnchenfreien, in Rubin S gleichmässig tingierten Hofe umgeben, zeigen ihrerseits selbst die charakteristische Affinität zu Eisenhämatoxylin, lassen in den Grössenverhältnissen im Grossen und Ganzen gleiche Beziehungen erkennen u. s. f. Das ist jedenfalls sicher, dass das Wesen der einzelnen Körnchenpaare das Gleiche ist; und auch das steht mir ausser jedem Zweifel, dass jeder Beobachter jedes einzelne dieser Körnchenpaare, wenn er es als einziges in der Zelle vorfinden würde, sofort unbedenklich für die Centralkörperchen erklären würde. Und so kam ich zur Ansicht, dass wir hier eine grössere Anzahl von Centralkörperchen vor uns haben, welche anscheinend regellos im Protoplasma des Zellenleibes zerstreut liegen; eine in ihrer Lage sich kundgebende und waltende Gesetzmässigkeit nämlich konnte ich bisher mit Sicherheit nicht erkennen. In Zellen mit völlig excentrisch gelegenen Kerne, wie es z. B. die Spinalganglienzellen des Schweinefötus sind (Fig. 1—3), liegen sie zwischen dem Kern und dem diesen entgegengesetzten Pole, meist dem letzteren etwas näher als dem Kerne. Dabei ist ihre Lage zu einander selbst sehr wechselnd:

bald liegen die verschiedenen Gruppen der Centralkörperchenpaare annähernd auf einem Kreissegment (Fig. 4 und Fig. 2, b), bald völlig regellos durcheinander. Letzteres ist besonders in Zellen mit weniger excentrisch oder gar im Centrum gelegenen Kerne zu beobachten. Fig. 8, eine Spinalganglienzelle eines Caviafötus von 6,5 cm NStlg darstellend, zeigt dieses z. B. recht deutlich: es sind die Centralkörperchen hier anscheinend ganz regellos im Zellenleib zerstreut. In solchen Zellen mit central oder annähernd central gelegenem Kerne sind die Centralkörperchenpaare, wenigstens teilweise, recht oft mehr in der Nähe des Kernes anzutreffen (Fig. 6, Fig. 8, Fig. 11 und Fig. 12) und ein Paar sieht man sehr häufig der Kernmembran fast anliegen (Fig. 8, 11 und 12); anfangs glaubte ich, allein diesem Körperchenpaare käme die Bedeutung von Centralkörperchen zu; bestärkt wurde ich in dieser Meinung durch das Lesen von Bühler's Arbeit, in der Bühler für die Spinalganglienzellen von Kaninchen und Katze (neben denen von der Kröte) die Lage der Centralkörperchen, die er immer nur durch ein Körnchenpaar vertreten fand, als der Kernmembran immer direkt anliegend beschreibt. Ich verliess indessen aus den oben angeführten Gründen diese Auffassung, zumal nachdem ich auch an einem der von Bühler untersuchten Objekte, an den Ganglienzellen des Kaninchens, mich von dem Vorhandensein mehrerer Centralkörperchenpaare überzeugt hatte (Fig. 14).

Dass die verschiedenen Centralkörperchenpaare nicht immer oder nur selten in einer Ebene liegen, leuchtet von selbst ein, und um alle zu Gesicht zu bekommen, muss man den Tubus meist ausgiebig verschieben. So liegen z. B. die vier Centralkörperchenpaare der Zelle in Fig. 8 eigentlich nicht im gleichen Niveau und sind bei verschiedener Tubuseinstellung in den Zellenleib eingezeichnet. Fig. 2 soll das Ganze näher erläutern: Die Zelle ist in der Abbildung a bei oberflächlicher Tubuseinstellung gezeichnet; es ist in ihr nur ein Centralkörperchen-

paar zu sehen; die Abbildung b zeigt uns die gleiche Zelle bei tieferer Tubuseinstellung und man bemerkt nunmehr noch eine Reihe Centralkörperchenpaare darin. Dieser Umstand könnte zunächst vielleicht geeignet erscheinen, der ganzen Beobachtung etwas von ihrer Sicherheit zu nehmen. Indessen sind die Fälle, in denen ich bei derselben Tubuseinstellung, also in gleicher Ebene, mehrere Centralkörperchenpaare fand, recht häufig; Fig. 4 stellt eine solche Zelle aus dem Spinalganglion einer etwa 5 Wochen alten Maus dar: die hier eingetragenen Centralkörperchen liegen alle in einer Ebene.

In vielen Zellen sieht man einzelne schwarze Körperchen liegen, welche genau das Aussehen haben wie jedes einzelne Körnchen eines Centralkörperpaares: ein solches Körperchen ist von einem hellen, körnchenfreien Hof umgeben und färbt sich genau wie die Centralkörperchen. Dass es kein Pigment ist, davon kann man sich jeder Zeit leicht überzeugen, denn die Pigmentkörnchen, die ich übrigens sehr selten antraf, färben sich ganz anders und fallen immer durch ihren braunen Glanz auf. Ich vermute, dass es sich auch hier um Centralkörperchen handelt, die jedenfalls so liegen, dass man, bei der gegebenen Schnittrichtung, eben nur eines der Körnchen zu Gesicht bekommt (z, B. Fig. 2, Zelle 6 und Fig. 4).

Übrigens erwähnt Bühler, dass auch er mitunter nur ein Körnchen sah, statt ihrer zwei, und glaubt, dieses entweder auf mangelhafte Differenzierung des Präparates mit Eisenalaun — dies ist in meinen Präparaten nicht der Fall — oder auf den soeben angegebenen Grund zurückführen zu sollen.

Ich muss hier noch einmal kurz auf die Technik der Darstellung der Centralkörperchen und auf die Fig. 11 zurückkommen. Die nachgewiesene Anwesenheit mehrerer Centralkörperchenpaare machte natürlich eine ganz besonders sorgfältige Differenzierung der Eisenhämatoxylinpräparate erforderlich, wenn anders man erwarten will, womöglich alle vorhandenen Central-

körperchen zu Gesicht zu bekommen. Sehen wir uns z. B. Fig. 11 näher an: Bei dem Zeichen x ist, direkt der Kernmembran anliegend, ein Centralkörperchenpaar ohne Mühe und mit aller Sicherheit zu erkennen; ich machte bereits oben darauf aufmerksam, dass dies bei so wenig differenzierter Färbung nur eine günstige Ausnahme ist. Dies leuchtet sofort ein, wenn wir die Stelle, die ich durch zwei xx kennzeichne, ins Auge fassen. Hier liegen zwei Körnchen, die sehr schwer von der Umgebung abzugrenzen sind — ihre Differenzierung ist eben nicht distinkt genug —, und hätte ich nicht in besser differenzierten Zellen das Vorhandensein mehrerer Centralkörperchenpaare festgestellt, in solchen Präparaten wäre mir dieser Nachweis wohl nie gelungen. Erst nachdem ich in anderen Zellen diese Thatsache ausgemacht hatte, stand es mir fest, dass auch diese 2 Körnchen Centralkörperchen seien. —

Hin und wieder fiel mir eine merkwürdige Anordnung des Protoplasmas in der Umgebung der einzelnen Centralkörperchenpaare auf. In Fig. 1 scheint in der Umgebung des einen Centralkörperchenpaares das Protoplasma heller gefärbt zu sein; die hellere Partie bildet, sich deutlich von der Nachbarschaft abhebend, einen Kreis, in dessen Mitte ungefähr die Centralkörperchen liegen. Stellt man den Tubus auf ein zweites, etwas tiefer gelegenes Centralkörperchenpaar ein, so erhält man ein ähnliches Bild: man sieht jetzt dieses zweite Centralkörperchenpaar von einem heller erscheinenden Protoplasmakreise umgeben. Das Gleiche wiederholt sich bei der Betrachtung eines etwa noch vorhandenen dritten oder vierten Centralkörperchenpaares. Man erhält so den Eindruck, als sei die Ganglienzelle in eine Anzahl von Kreisen oder richtiger wohl Kugeln zerlegt, in deren Mittelpunkt je ein Centralkörperchenpaar liegt. Recht deutlich ausgesprochen fand ich diese Erscheinung aber nur im Spinalganglion eines Schweinefötus. Ob diese Abgrenzung des Protoplasmas in Kugeln, mit je einem Centralkörper in der

Mitte, eine physiologische Bedeutung hat und welche, ob z. B. jeder einzelne Kreis der Einflusssphäre des jeweiligen Centralkörpers entspricht, das ist schwer zu sagen und einstweilen kaum zu ermitteln.

In einem Falle fand ich eine merkwürdige Lage eines Centralkörperchenpaares: es lag nämlich im Polkegel, mitten unter den hier einstrahlenden Fibrillen des Nervenfortsatzes. In Fig. 12 ist diese Zelle abgebildet; sie stammt aus dem Spinalganglion eines halbjährigen Meerschweinchens. Neben dem Kerne sieht man noch ein zweites Centralkörperchenpaar. Diese Beobachtung, dass nämlich ein Centralkörperchenpaar in den Ursprung des Nervenfortsatzes hineingeschoben ist, konnte ich bisher nur ein Mal machen; ich kann daher noch nicht sagen, ob es die Regel ist. Wir werden aber gleich sehen, dass es an einem Analogon hierzu in den Vorderhornganglienzellen nicht fehlt.

Nachdem ich diese Beobachtungen an den Spinalganglienzellen gemacht hatte, untersuchte ich, von den gleichen Erwartungen getrieben, auch die Ganglienzellen des Rückenmarkes, speziell die Vorderhornganglienzellen. In Fig. 3, 5, 10 und 14 sind Vorderhornganglienzellen abgebildet: in Fig. 3 eine solche vom Schweinefötus (N Stlg etwa 18 cm), in Fig. 5 von einer etwa 5 Wochen alten Maus, in Fig. 10 von einem jungen Meerschweinchen und in Fig. 14 von einem 10 Tage alten Kaninchen. Auch hier fand ich sehr oft mehr als ein Centralkörperchenpaar, am häufigsten 2 Paare und auch hier ist die Lage des einen oder anderen Centralkörperchenpaares oft besonders bemerkenswert: ich fand sehr häufig ein solches in den Anfang eines Zellenfortsatzes, meist eines Dendrites, verlegt (Fig. 10, Zelle b und Fig. 14 bei xx); ja ich möchte dieses bei den Vorderhornganglienzellen für die Regel halten, so häufig machte ich diese Beobachtung.

Von organischen Radien konnte ich, trotz des sorgfältigsten Aufmerkens, nicht das Geringste wahrnehmen, weder in den

Spinalganglienzellen noch in den Vorderhornganglienzellen; auch nicht in den Ganglienzellen des Kaninchens, in denen sie Bühler gesehen haben will. Dem eventuellen Einwurfe, dass meine Präparate das hierzu Erforderliche wohl nicht leisteten, glaube ich, mit ruhigem Gewissen begegnen zu können. Ich habe in sehr zahlreichen Präparaten alle Abstufungen der Differenzierung und habe in meinen Präparaten Dinge gesehen, die sicher nicht minder zu dem Allerfeinsten gehören, was man bisher sah, als die organischen Radien. Ich bin daher sicher, dass mein negatives Ergebnis in dieser Hinsicht nicht der Technik zuzuschreiben ist, sondern aus dem Nichtvorhandensein der fraglichen Dinge resultiert. Übrigens kann ich mich, bei meinen Ergebnissen über die Centralkörperchen, darüber nicht wundern. Denn die verschiedenen, im Zellenleib zerstreut liegenden Gruppen von Centralkörperchenpaaren wollen, nach meiner Ansicht, zu einem centrierten System schlecht oder gar nicht passen. Letzteres kann in solchen Zellen wohl kaum vorhanden sein; damit fällt denn auch das Postulat der organischen Radien.

Ich kann mir nicht versagen, zu bemerken, dass Bühler selbst der Beschreibung seiner Beobachtungen schliesslich eine gewisse Reserve auferlegen zu müssen glaubt: Wir hätten also, sagt er, vorausgesetzt, dass sich die vorgenannten sehr schwierigen Beobachtungen weiter bestätigen (d. h. Beobachtungen über die organischen Radien; von mir, im Gegensatz zum Original, gesperrt gedruckt. Der Verf.) für die Spinalganglienzelle folgendes System u. s. w. In den Worten »vorausgesetzt, dass sich die vorgenannten sehr schwierigen Beobachtungen weiterhin bestätigen« liegt meines Ermessens ein Zweifel Bühler's an der eigenen Deutung seiner Befunde.

Dass meine Beobachtungen über die Centralkörperchen in Ganglienzellen der Säuger allen bisher über das gleiche oder ein ähnliches Objekt gemachten Erfahrungen entgegensteht, bedarf keines besonderen Hinweises.

Es fragt sich nun, welche physiologische Bedeutung hat das Vorhandensein mehrerer Centralkörperchenpaare in den Ganglienzellen der Säuger und wann und wie kommt es zu dieser Vermehrung? Zur Zeit kann ich keine dieser Fragen beantworten und behalte mir vorerst weitere Untersuchungen darüber vor.

Auch über die Strukturverhältnisse und den feineren Bau des Protoplasmas kann ich ein paar Mitteilungen machen, beziehungsweise die Ergebnisse einiger Forscher bestätigen oder erweitern. Allgemein bekannt sind die Nissl'schen Protoplasmaschollen: es sind lokale Anhäufungen von anscheinend verdichtetem Protoplasma, welche, von sehr wechselnder Gestalt und Grösse, zu gewissen Farbstoffen, wie Methylenblau, Thionin, Toluidinblau u. s. f., grosse Affinität zeigen. In Eisenhämatoxylin erscheinen sie schwarz. Bei starker Differenzierung nach Eisenhämatoxylinfärbung und Nachfärbung mit Rubin-S erkennt man, dass sie ihrerseits wieder aus feinsten Körnchen zusammengesetzt sind (Fig. 12). Man trifft sie nicht in allen Zellen in gleicher Zahl und Anordnung an: Die grossen Spinalganglienzellen sind es — wir können mit v. Lenhossék relativ sehr kleine, mittlere und grosse Spinalganglienzellen mit allen Zwischenstufen und Übergängen bezüglich der Grösse zwischen diesen 3 Gruppen unterscheiden —, welche mit Vorliebe und meist in grosser Zahl und, was besonders zu betonen ist, in auffallender Grösse die Nissl'schen Plasmaschollen in sich bergen; und zwar liegen letztere im ganzen Zellenleib zerstreut (Fig. 11 und Fig. 12), nicht etwa nur in der Peripherie, sondern bis ganz in der Nähe des Kernes, um letzteren als Centrum mehr oder weniger kreisförmig angeordnet.

Ich kann mithin, ebenso wie Flemming, v. Lenhossék nicht beistimmen, wenn er meint, dass gerade die kleinen Spinalganglienzellen bevorzugte Träger grösserer Protoplasmaschollen seien und dass letztere, in den periphersten Teilen des Zellenleibes fehlend, nur in der Nähe des Kernes

und in den diesen angrenzenden Partieen vorhanden seien, so dass wir ein von Schollen freies Ektoplasma von einem die Schollen bergenden Endoplasma unterscheiden könnten. Es ist gewiss zuzugeben, dass letzteres Verhalten vorkommt. Man sieht z. B. in Fig. 8 bei b eine Zelle dargestellt, in der bei der Differenzierung eine von grösseren Plasmaschollen fast völlig freie Aussenzone auffallend stark entfärbt wurde, während im Gegensatz hierzu das intensive Dunkel einer Innenzone, herrührend von der nachhaltigen Farbenaufnahme der zahlreich vorhandenen Plasmaschollen, sich äusserst deutlich und scharf davon abhebt. Immerhin ist dieses Verhalten nach meiner Erfahrung recht selten und sicher nicht die Regel.

Betrachtet man demgegenüber die mittleren und besonders die kleinen Zellen, so fällt Einem auf, dass sie meist gleichmässig dunkel, erheblich dunkler als die grossen Zellen, gefärbt sind. Man beobachtet, dass sie feinste Körnchen, die äusserst dicht aneinander gelagert sind, im Protoplasmaleib bergen und erhält den Eindruck, dass die intensive Färbbarkeit, die Chromophilie, wie von Lenhossék sich ausdrückt, eben von der dichtgedrängten Lagerung dieser feinsten Elemente zu einander herrührt.

v. Lenhossék[1]) stellt sich die Frage, ob diese Körnchen wohl identisch seien mit den weitaus grösseren Plasmaschollen und kommt, speziell auf Grund seiner Befunde am Spinalganglion des Rindes, zu der Ansicht, dass dies entschieden nicht der Fall sei. Beim Rind fand er, was Flemming bestätigen konnte, fast durchweg nur diese kleinsten Körnchen, in den grossen wie in den kleinen Zellen; und er möchte die Träger dieser feinsten Körnchen — das ist, wie gesagt, beim Rinde die weitaus grösste Mehrzahl — als feingranulierte Zellen

[1]) v. Lenhossék: Der feinere Bau des Nervensystems im Lichte neuerer Forschungen.

von den, beim Rinde seltenen, grobgranulierten, als den Trägern etwas grösserer, im Vergleich zu den Plasmaschollen centraler Zellen aber immer noch sehr feiner Körnchen, abtrennen. Beide Körnchenarten fand er beim Rinde nie oder nur selten konzentrisch um den Kern angeordnet; mit den Plasmaschollen aber haben nach v. Lenhosséks Anschauung auch die gröberen Körnchen nichts zu thun.

Flemming pflichtet dem nicht bei. Er fand, dass das Rind mit seinen überwiegend feingranulierten Zellen gewissermaassen eine Ausnahmestellung einnimmt; denn bei anderen Säugern, bei Katze, Kaninchen und Hund traf er Zellen — durchweg die grösseren — mit wohlausgebildeten Plasmaschollen fast ebenso häufig an wie die feingranulierten, welche im Ganzen zu dem Typus der kleineren Zellen gehörten. Die Plasmaschollen erkannte auch er als aus kleinsten Körnchen zusammengesetzt und steht daher nicht an, dieselben den Plasmaschollen centraler Zellen gleichzustellen. »Dann wird«, so meint er, »diese Gleichartigkeit aber wohl auch für die kleineren Körnergebilde, die beim Rind und beim Menschen vorkommen, zu gelten haben.«

Voll und ganz kann ich mich so ohne weiteres keiner der beiden Ansichten, weder der v. Lenhossék noch der von Flemming, anschliessen. Ich präcisiere daher meine eigene Auffassung, und zwar folgendermaassen: Auch ich finde, wie oben bereits angedeutet, die grossen Plasmaschollen aus feinsten Körnchen zusammengesetzt, die, soweit es sich feststellen lässt, den übrigen feinsten Körnchen, die massenhaft zwischen den Schollen liegen und den ganzen Zellenleib erfüllen, völlig gleichen. Danach wären die Plasmaschollen örtliche dichtere Anhäufungen dieser feinsten Körnchen, gewissermaassen Konglomerate derselben. Beide wären mithin gegenseitig sich sehr nahe stehend, indem die grösseren aus den kleineren aufgebaut wären, und so im Prinzip wesensgleich; immerhin würde man die feinen

Körnchen den Plasmaschollen nicht direkt gleich setzen und letztere Bezeichnung nur den grossen, zusammengesetzten Gebilden zuschreiben und Schollen und Körnchen trennen.

Übrigens trifft man die Plasmaschollen auch in den kleinen und kleinsten Zellen an (Fig. 9a), aber dies ist nicht, wie von Lenhossék meint, die Regel, sondern mehr Ausnahme.

Flemming beschrieb ferner feinste Fädchen mit welligem Verlaufe, welche zahlreich in allen Spinalganglienzellen vorkämen und oft als von den Körnchen entspringend zu erkennen seien. Ich prüfte diese Angaben Flemmings an meinen Präparaten nach und kann sie nur bestätigen. An stark differenzierten, etwa 1—2 μ dicken Schnitten kann man sich von der Anwesenheit dieser Fädchen überzeugen. Fig. 13 liefert ein Beispiel aus dem Spinalganglion eines Caviafötus von 1,75 cm N Stlg. Bei a und b sind nur einzelne Körnchen und Fädchen eingezeichnet; es sind diese Stellen demgemäss mehr oder fast rein schematisch wiedergegeben und tragen — wie es bei diesen allerfeinsten Verhältnissen kaum anders möglich ist — einen etwas sehr subjektiven Charakter. Bei c zeichnete ich noch eine grössere Anzahl Körner ein, die zwischen und auf den Fädchen liegen und diese Stelle entspricht, so gut man solche Verhältnisse eben reproduzieren kann, dem Aussehen des Protoplasmas, so wie es sich Einem bei Beobachtung mit Immersion darstellt. — In den dem Kern zunächst gelegenen Teilen des Zellleibes liegen die Körnchen meistens so dicht, dass ich Fädchen nicht auffinden konnte, woraus indessen nicht ohne weiteres folgt, dass sie hier in der That nicht vorhanden seien. Im Ganzen habe ich den Eindruck, dass die Fädchen, mit ihrem geschlängelten, welligen Verlaufe, ein den ganzen Zellenleib beherrschendes und erfüllendes Netzwerk bilden, dessen Bälkchen aufgelagert und in dessen Maschen eingestreut die unendlich zahlreichen Körnchen sind. Fig. 8 soll es versinnbildlichen, wie das Netzwerk der Fädchen, nach möglichst weit getriebener

Differenzierung, dem beobachtenden Auge ungefähr erscheint; von den Körnchen ist nichts mehr wahrzunehmen. — Es fragt sich nun, ob dieses von den Fädchen gebildete Netz mit den Fibrillen des Nervenfortsatzes, welche man an dessen Eintrittsstelle leicht beobachten kann (Fig. 12), in Zusammenhang steht, eine Vermutung, die auch Flemming ausspricht. Ich gab mir ganz besondere Mühe, diesen Zusammenhang des Fadennetzes des Spinalganglienzellenleibes mit den am Polkegel einstrahlenden Fibrillen des Nervenfortsatzes ausser Zweifel zu stellen; es gelang mir aber bisher nicht mit der wünschenswerten Sicherheit und ich muss mich daher mit Flemming einstweilen bescheiden, zu sagen, dass gegen diese Anschauung wohl nichts spricht.

Bei weitem leichter ist die fibrilläre Struktur der Vorderhornganglienzellen zu studieren. Auch bezüglich dieses stimme ich im ganzen mit Flemming überein. v. Lenhossék und, anfangs wenigstens, auch Nissl bestritten das Vorkommen von Fibrillen in den centralen Ganglienzellen; sie hielten die Erscheinung des streifigen Aussehens nur für ein negatives Bild, hervorgerufen durch die hier zu beobachtende parallele Anordnung der Plasmaschollen. Dem gegenüber hält Flemming an seiner Meinung fest, dass wenigstens in »den Fortsätzen und an ihren Abgangsstellen deutlich eine sehr feine, ziemlich parallele Streifung« anzunehmen sei. »Es ist ganz möglich«, so fährt er fort, »dass dieser faserige Bau auch durch den Mittelkörper der Zelle hindurchgeht, aber ich kann es noch nicht sicher ausmachen, weil man an einem sehr feinen Schnitte eben niemals die Faserung auf längere Strecke in der Schnittebene hat.« Ich selbst sehe beim Kaninchen, in 1—2 μ dicken Schnitten, fast in jeder Zelle die fibrilläre Struktur und an geeignet getroffenen Schnitten, deren man bei einer grossen Anzahl von Präparaten immer einige findet, konnte ich mich davon überzeugen, dass die Fibrillen, von einem Fortsatze zum anderen hineilend, den ganzen Zellenleib durchziehen (Fig. 14).

Zum Schlusse noch ein paar Worte über die die Spinalganglienzellen einhüllende Bindegewebskapsel. Es fiel allen Forschern auf, dass in der Regel die Kapsel vom Zellenleibe losgelöst erscheint, von ihm durch einen mehr oder minder grossen spaltförmigen Zwischenraum getrennt ist. Flemming hielt dieses für den Ausdruck einer in Folge der Einwirkung der fixierenden Reagentien, insbesondere der Sublimatgemische, stattgefundenen Schrumpfung, während von Lenhossék die Spalte nicht für ein Kunstprodukt ansah, sondern für einen den Zellenleib umgebenden Lymphraum, in welchem die Nahrungsflüssigkeit die Zelle umspüle. Ich finde in meinen Präparaten fast bei jeder Zelle die Kapsel dem Zellenleib so dicht anliegend, dass auch mit stärkster Vergrösserung von einem nur ganz geringen Spalt nicht das mindeste zu sehen ist. (Fig. 11 und 12). Ich halte daher, mit Flemming, einen etwa vorhandenen Spalt für ein Kunstprodukt, für das Zeichen einer erfolgten Schrumpfung. Doch glaube ich, sind hierfür nicht die angewandten Fixierungsflüssigkeiten verantwortlich zu machen, am allerwenigsten die Sublimatgemische — fast alle meine untersuchten Objekte wurden in Zenker'scher Flüssigkeit fixiert —, sondern die Weiterbehandlung im steigenden Alkohol trägt hieran wohl die meiste oder ausschliesslich die Schuld. Man muss sehr vorsichtig und ganz langsam steigen, um Schrumpfungen völlig zu vermeiden; ich verfahre seit langem so, dass ich, nach der Entwässerung, mit 5 %igem Alkohol beginne und dann um 3 und 3, oder höchstens um 5 und 5 weitere Prozente steige; also aus dem 5 %igen Alkohol kommt das Objekt in 8 %igen oder höchstens 10 %igen Alkohol u. s. f. Und in dem jeweiligen Alkohole lasse ich, je nach der Grösse des Objektes, die Stücke 8—12—24 Stunden. Gerade beim Nervensystem muss man mit dem Wechseln des Alkoholes Geduld haben. Dann aber vermeidet man auch mit ausoluter Sicherheit jegliche Schrumpfung.

Erlangen, den 18. Juni 1902.

Nachtrag bei der Correktur.

Inzwischen kam mir die früher leider übersehene Arbeit von Kolster: »Über Centralgebilde in Vorderhornzellen der Wirbeltiere« (anatom. Hefte, L. Heft, XVI. Band, Heft 1, 1901) zu Gesicht. Dort werden auch Befunde von 2 Säugern, Bos taurus und Homo, besprochen. Zwar berichtet der Verfasser nichts von mehreren Centralkörperchenpaaren; es ist aber doch von einigen Beobachtungen die Rede, die sich mit meinen, wenigstens annähernd, decken und auch einige Abbildungen lassen Anklänge der beiderseitigen Befunde erkennen. So spricht Kolster verschiedene Male von Protoplasmaringen, die um die Centralkörperchen zu erkennen seien, wohl ähnlich denen, die ich bei dem Schweinefoetus beobachtete. Er fand ferner nicht immer nur 2 Centralkörperchen: er sah öfters nur 1 Körperchen, wiederholt aber auch mehr als 2. Und seine Fig. 77 zeigt uns zwei von einem hellen Hofe umgebenen Körperchen, die K. als Centralkörperchen auffasst und die in grosser Entfernung von einander im Zellenleib liegen. Sollten wir es hier, aus den von Bühler und mir angegebenen Gründen, nicht auch mit Körperchenpaaren, von denen aber, wegen der Schnittrichtung, nur 1 Körperchen zu sehen ist, zu thun haben? Ich möchte dieses für wahrscheinlich halten. Dann hätten wir hier 2 Centralkörperchenpaare vor uns.

Figuren-Erklärung.

Sämtliche Abbildungen geben Zellen wieder, die von in Zenker'scher Flüssigkeit fixierten Objekten stammen. Die Färbung erfolgte mit Heidenhains Eisenhämatoxylin mit oder ohne Nachfärbung in Rubin S.

Fig. 1. Spinalganglienzelle eines Schweinefötus von etwa 18 cm N Stlg. Der Kern liegt excentrisch. Man sieht zwei Centralkörperchenpaare; um das eine den charakteristischen hellen Protoplasmaring. Zeiss, Apochromat. 2 mm Oc. 4.

Fig. 2. Spinalganglienzelle eines Schweinefötus von 18 cm N Stlg. a: bei oberflächlicher Tubuseinstellung, man sieht ein Centralkörperchenpaar; b. bei tiefer Tubuseinstellung, man sieht noch einige weitere Centralkörperchenpaare. Die Centralkörperchenpaare liegen also nicht alle in einer Ebene. Zeiss, Apochromat, 2 mm, Oc. 4.

Fig. 3. Vorderhornganglienzelle desselben Schweinefötus: Man sieht 2 Centralkörperchenpaare. Zeiss, Apochromat. 2 mm, Oc. 4.

Fig. 4. Spinalganglienzelle einer 5 Wochen alten Maus: Man sieht unten vier Centralkörperchenpaare in einer Ebene, und rechts oben in der Ecke ein Körnchen, umgeben von einem hellen, körnchenfreien Hofe: wahrscheinlich ein Centralkörper von der Seite gesehen. Zeiss, Apochromat, 2 mm, Oc. 8.

Fig. 5. Vorderganglienzelle (a) und Gliazelle (b) einer 5 Wochen alten Maus. In jeder dieser Zellen je 1 Centralkörperchenpaar. Zeiss, Apochromat, 2 mm, Oc. 4.

Fig. 6. Spinalganglienzelle eines Caviafötus von 6,5 cm N Stlg. 2 Centralkörperchenpaare. Die Differenzierung ist so weit getrieben, dass man die fädige Struktur des Protoplasmas erkennen kann. Zeiss, Apochromat. 2 mm. Oc. 8.

Fig. 7. Zwei grosse Spinalganglienzellen eines Caviafötus von 6,5 cm N Stlg. a und b verschiedene Grade der Differenzierung darstellend. In b hebt sich ein von Schollen freies „Ektoplasma" von einem mit Schollen vollgefüllten „Endoplasma" deutlich ab. Polkegel. Zeiss, Apochromat, 2 mm, Oc. 8.

Fig. 8. Spinalganglienzelle desselben Caviafötus. 4 Centralkörperchenpaare; weit getriebene Differenzierung, so dass man den fädigen Bau des Protoplasmas erkennt. Zeiss, Apochromat, 2 mm, Oc. 8.

Fig. 9. Drei kleine Spinalganglienzellen vom gleichen Caviafötus: verschiedene Grade der Differenzierung darstellend. Sie sollen erläutern, dass man nur in geeigneten differenzierten Zellen (hier in c) die Centralkörperchen erkennen kann. In a sind viele Nissl'schen Plasmaschollen. Zeiss, Apochromat, 2 mm, Oc. 8.

Fig. 10. Vorderhornganglienzellen einer jungen Cavia. In a drei Centralkörperchenpaare, in b sieht man 1 Centralkörperchenpaar im Anfange eines Dendriten. Zeiss, Apochromat, 2 mm, Oc. 8.

Fig. 11. Eine grosse Spinalganglienzelle einer einige Wochen alten Cavia. Die Nissl'schen Protoplasmaschollen, von mittlerer Grösse, erfüllen den ganzen Zellenleib. Bei x ein Centralkörperchen deutlich zu sehen, der Kernmembran anliegend; bei xx ein zweites Centralkörperchenpaar, wegen der geringen Differenzierung kaum zu erkennen. Die bindegewebige Kapsel liegt dem Zellenleib dicht an. Zeiss, Apochromat, 2 mm, Oc. 8.

Fig. 12. Grosse Spinalganglienzelle einer $^1/_2$jährigen Cavia. Die auffallend grossen Nissl'schen Protoplasmaschollen liegen im ganzen Zellenleibe. Man erkennt ihre Zuzammensetzung aus kleinsten Körnchen. In der Nähe des Kernes ein Centralkörperchenpaar. Am Polkegel die Einstrahlung der Fibrillen des Nervenfortsatzes. Zwischen den Fibrillen ein Centralkörperchenpaar. Die bindegewebige Kapsel liegt dem Zellenleib dicht an. Zeiss, Apochromat, 2 mm, Oc. 8.

Fig. 13. Spinalganglienzelle eines Caviaembryo von 1,75 cm NStlg. Man erkennt die Fädchen, welche teilweise von Körnchen entspringen (bei a und b). Bei c sieht man zwischen den Fädchen massenhaft freie Körnchen eingestreut, schematisch. Zeiss, Apochromat, 2 mm, Oc. 8.

Fig. 14. Vorderhornganglienzelle eines 10 Tage alten Kaninchens. 2 Centralkörperchenpaare; das eine Paar im Anfange eines Dendriten. Man sieht sehr schön die Fibrillen des einen Fortsatzes in einen anderen Fortsatz hineinstrahlen, dabei den ganzen Zellenleib durchziehend. Zeiss, Apochromat, 2 mm, Oc. 8.

(Aus dem Allgemeinen Krankenhause Hamburg-Eppendorf.)

EIN BEITRAG

ZUR

FRAGE DER DARMRESORPTION.

VON

KARL REUTER,
HAMBURG.

Mit 10 Figuren auf den Tafeln VIII/IX—X/XI.

Die morphologischen Erscheinungen, welche sich bei der Resorption der verdauten Nahrungsmassen am lebenden Epithel des Dünndarms abspielen, sind schon seit langer Zeit Gegenstand besonderer Untersuchungen gewesen, und die verschiedenartigen und widerspruchsvollen Resultate, welche durch letztere zu Tage gefördert wurden, beweisen wie gross die Schwierigkeiten sind, welche sich die Lösung einer solchen Aufgabe entgegenstellen.

Wir müssen bei einem kurzen Rückblick auf die Litteratur erstaunen über den Wechsel und die Vielseitigkeit der Anschauungen, die zu verschiedenen Zeiten bei verschiedenen Untersuchern über die Resorptionsvorgänge geherrscht haben.

Die allerersten, verhältnismäfsig primitiven Vorstellungen, welche den Resorptionsvorgang als einen von den Capillarendigungen der Lymphbahnen bewirkten Aufsaugungsprozess deuteten, bei welchem die Epithelzellen sich rein passiv verhielten und nur die peristaltischen Bewegungen des Darmes gleichsam durch Press- und Pumpenbewegung die Beförderung der gelösten Nahrungsmassen verursachten, — diese wurden alsbald durch die v. Thanhoffer'schen Untersuchungen abgelöst, welche die Thätigkeit der Epithelzellen bei dem Resorptionsprozess zuerst und in vollstem Umfange betonten.

Es handelte sich dabei vor allen Dingen um die Fettresorption, indem Thanhoffer die mechanische Aufnahme der emulgierten Fettkügelchen am überlebenden Darmepithel des Frosches unter dem Mikroskop beobachtet haben wollte.

Allerdings konnten später die v. Thanhoffer'schen Untersuchungen nicht bestätigt werden und bei Wirbeltieren wenigstens

gaben derartige Experimente stets negative Resultate. Ich selbst habe mich lange Zeit abgemüht, am überlebenden Darmepithel ähnliche Vorgänge zu Gesicht zu bekommen, wie sie v. Thanhoffer beschreibt. Zuerst habe ich solche Untersuchungen am tDarmepithel vom Frosch, vom Triton und von Alytes obstericans zu verschiedenen Zeiten und unter verschiedener Versuchsanordnung (Fettfütterung) angestellt. Stets war das Resultat ein negatives, es liess sich niemals eine Andeutung von mechanischer Fettaufnahme an den Epithelzellen konstatieren, das Protoplasma derselben blieb in unveränderlichem Ruhezustand, war stets durch den völlig homogenen, stark lichtbrechenden Randsaum vom Darminhalt scharf abgeschlossen. Fortsätze und unregelmäfsige Begrenzung zeigten von den Epithelien nur die des Randsaumes entbehrenden Becherzellen, deren Schleimfäden oft weit in das Lumen des Darms hinein reichten und von den in lebhafter Molecularbewegung befindlichen Fetttröpfchen umtanzt werden. Ich glaube, dass vielleicht solche und ähnliche Bilder die Vorstellung erwecken können, als ob es sich hier um eine mechanische Nahrungsaufnahme von Seiten der Epithelzellen handle. Indessen kann man sich durch zahlreiche und oft wiederholte Beobachtungen unter sorgfältiger Kontrole der Einstellung und Vergrösserung bald vor Irrtümern dieser Art schützen lernen.

Diesen Beobachtungen, deren detaillierte Schilderung ich hier übergehe, weil sie zwecklos ist, liess ich dann später eine grössere Anzahl ähnlicher Versuche am überlebenden Säugetierdarm folgen. Es stand mir zu diesem Zweck ein gut gearbeiteter von der Firma Zeiss gelieferter heizbarer Objecttisch nebst der dazu passenden mikroskopischen Einrichtung zur Verfügung. Als Material benutzte ich die frisch herauspräparierten Darmstücke von Ratten und Mäusen. Vor allem lag mir daran, die verschiedenen Stadien des Fettes und Eiweissresorption an frischem Material zu studieren. Es wurde zu diesem Zweck

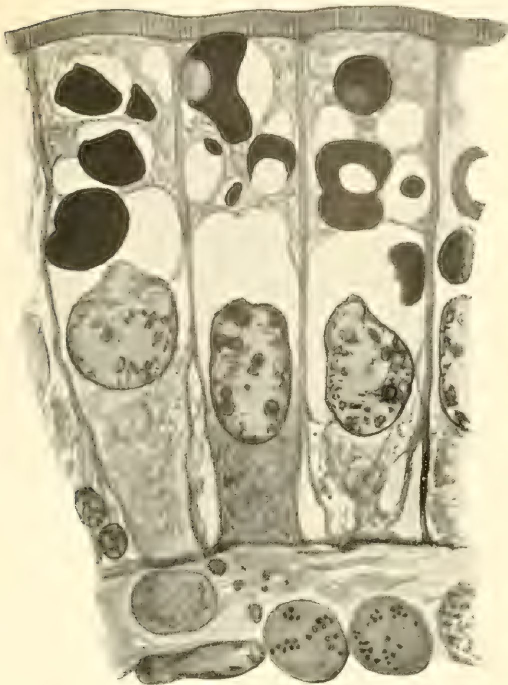


Fig. 1.

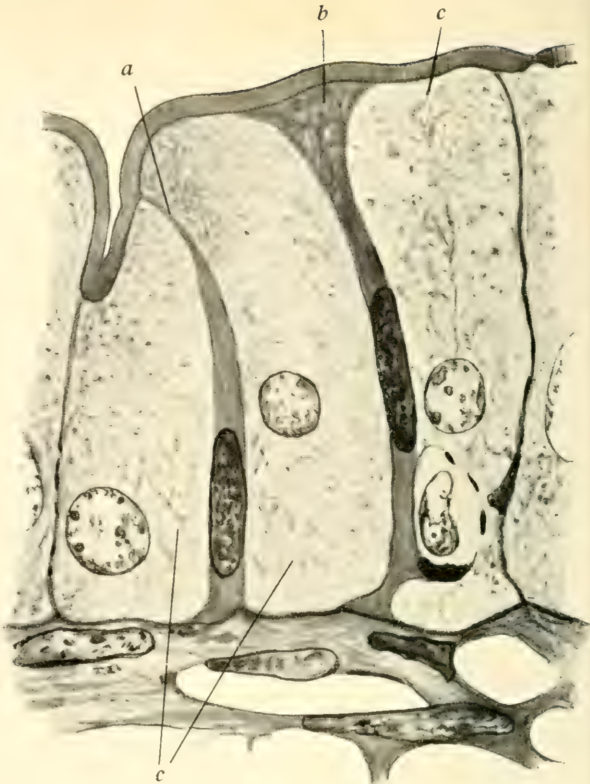


Fig. 7.



Fig. 2.



Fig. 3.

Gummelt pinx.

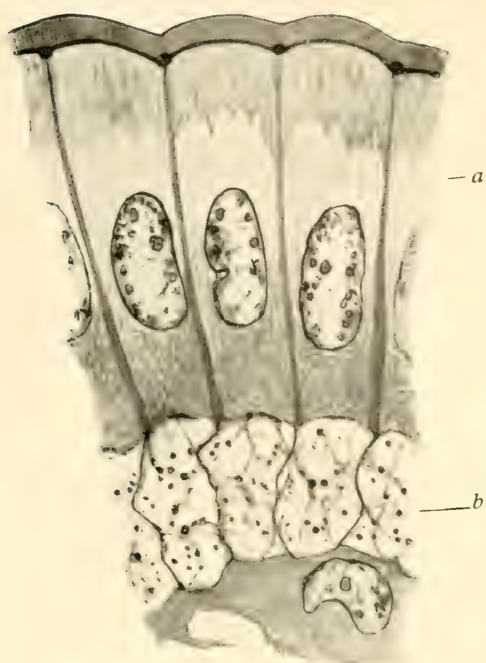


Fig. 5.

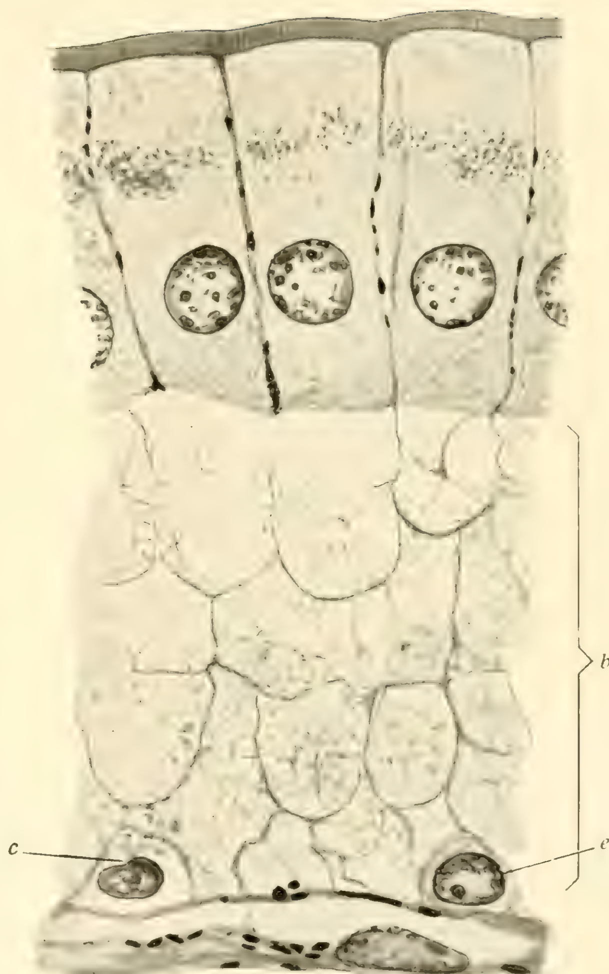


Fig. 6.



Fig. 4.

Gummelt pinx.

eine Anzahl von Tieren isoliert und etwa 8—12 Stunden hungern gelassen. Darauf wurden die Versuchstiere gleichzeitig mit Speck gefüttert und zu verschiedenen Zeiten post coenam getötet, um die frisch ausgebreitete Darmschleimhaut unter dem Mikroskop, je nach Bedarf in physiologischer Kochsalzlösung, bei 37° untersuchen zu können.

Schon $^1/_2$ Stunde nach der Mahlzeit zeigte sich makroskopisch bei allen Tieren eine deutliche Weissfärbung des oberen Abschnittes der Dünndarmschleimhaut, die darauf schliessen liess, dass sich reichlich Fett darin befinden musste. Noch lebhafter fiel der Unterschied in die Augen bei einem Vergleich mit dem Darm eines nicht gefütterten Kontroltieres.

Je längere Zeit nach der Fütterung verstrichen war, desto weiter erstreckte sich diese Weissfärbung vom Duodenum aus nach unten und mehrere Stunden nach der Nahrungsaufnahme war fast der ganze Dünndarm von weisslich opakem Aussehen. Bei der ausserordentlich lebhaften Peristaltik, welche nach der Eröffnung der Bauchhöhle meistens auftritt, wenn das Tier bereits durch Decapitation getötet ist, sieht man besonders schön bei der Ratte die eigenartige Thätigkeit des Pylorus, welcher sich rythmisch öffnend und schliessend, jedesmal einige Tröpfchen Mageninhalt durchtreten und an den Dünndarmwandungen herunterrieseln lässt. Nach der Mischung mit Galle und Pankreassekret ist dieser Inhalt des Dünndarms bei den in Frage kommenden Tieren von glasig durchsichtiger Beschaffenheit und sirupöser Konsistenz, er macht den Eindruck einer klaren Lösung und erst wenn man ihn mit Wasser oder physiologischer Kochsalzlösung verdünnt, erhält man eine trübe Emulsion.

Diese Erscheinung, die sich stets beobachten liess, wenn man den Dünndarminhalt eines auf die beschriebene Weise mit Speck gefütterten Tieres untersuchte, war mir immer als etwas Besonderes ins Auge gefallen. Dabei sei noch erwähnt, dass

die Tiere möglichst trockene Nahrung vorgesetzt bekommen hatten nnd nichts zu saufen erhielten.

Unter dem Mikroskop herrschte genau so wie an dem Epithel der geprüften Amphibien eine absolute Ruhe und der Randsaum zeichnete sich stets durch Gleichförmigkeit aus. Nur einen Unterschied vermochte ich zu konstatieren zwischen dem Epithel im Hungerzustande und den in Resorption begriffenen; das war eine gleichmäfsige Vorwölbung und Convexität nach dem Darmlumen hin an dem Randsaum jeder einzelnen resorbierenden Zelle.

Die so ausgezeichneten Zylinderzellen waren mitunter stark mit grossen Fetttröpfchen erfüllt, die in den Anfangsstadien nur in der Überkernzone, in den weiter fortgeschrittenen Perioden aber auch in der Unterkernzone und in den interstitiellen Räumen zu liegen schienen. Erst eine sorgfältige Härtung und Fixierung in Flemming'scher Flüssigkeit, mit nachfolgender Saffraninfärbung liess die Beziehungen zwischen Epithelzellen und resorbierten Fettmassen in aller Schärfe zu Tage treten. In den Anfangsstadien waren fast nur in der Überkernzone die Fetttröpfchen zu sehen, in den etwas späteren werden dieselben offenbar in die bis zur Kernzone hinaufreichenden intercellulären Spalträume secerniert und finden sich dort vor, die unteren Abschnitte der Zylinderzellen mantelartig umschliessend.

Auf Schnitten, welche die Zylinderzellen der Länge nach zeigen, sieht man die Fettkügelchen in Paternosterkettenform übereinander gereiht und palisadenartig in den Zwischenzellenräumen aufgestellt (Fig. 2). Wenn man dagegen Querschnitte durch die Unterkernzone legt, so präsentieren sie sich in Form einer zierlichen polygonalen Felderung, welche die einzelnen querdurchschnittenen Zellterritorien ziemlich gleichmäfsig umkränzt. Hier und dort findet man die einzelnen Fettkügelchen confluiert, meistens sind sie aber noch durch zwischenliegende Intercellularbrücken von einander getrennt (Fig. 3). Diese Bilder

am gehärteten Präparat, wie sie Fig. 1—3 darstellen, stimmen durchaus überein mit dem was man am überlebenden Darmepithel, wenn auch nicht mit derselben Schärfe zu sehen bekommt, und ich möchte hier besonders darauf hinweisen, dass die Vermutung, es könnte sich hierbei um Kunstprodukte handeln durch die Gleichartigkeit der Erscheinungen in beiden Fällen zum mindesten unwahrscheinlich gemacht wird. Auch die gleichmäfsige Begrenzung des Randsaumes der Zylinderzellen liess an den gehärteten Präparaten nichts zu wünschen übrig und in den meisten Fällen erkannte man die oft beschriebene parallele Streifung, die dem Randsaum die Bezeichnung eines Stäbchensaumes eingebracht hat. An den weniger sorgfältig fixierten, mit Müller'scher Flüssigkeit behandelten und besonders bei den Macerationspräparaten aus 30 % Alkohol, tritt diese Streifung oft mit so verblüffender Deutlichkeit zu Tage, dass man wohl annehmen darf, dass es sich hier teilweise um ein Kunstprodukt handelt. Damit soll natürlich die Existenz dieser parallelen Streifung des Randsaumes keineswegs geleugnet werden denn man findet sie bei sorgfältig fixierten Präparaten sehr wohl. Sie stellt dann aber eine besonders feine Structur des Randsaumes dar, deren einzelne Elemente nur Bruchteile von μ breit sein können. Von einer Durchlöcherung, Porenbildung, die das Durchpassieren von Zellfortsätzen gestattet, wie Landois noch in der neuesten Auflage seines Lehrbuches der Physiologie dies will, kann bei solchen überaus feinen Structurelementen garnicht die Rede sein, man muss schon Quellungsformen und schlecht fixierte, grobe Kunstprodukte vor Augen haben, um überhaupt auf diese Idee zu verfallen. Mit den Resorptionsvorgängen hat die Streifung des Stäbchensaumes endlich ganz und garnichts zu thun, denn sie findet sich im Ruhezustande sowohl als während der Resorption stets in gleicher unveränderter Weise bei allen Zellen vor (vergl. Fig. 4 und Fig. 5, 6, 7). Am frischen, überlebenden Epithel ist die Streifung nur

sehr schwer zu sehen, der Randsaum ist hier so stark lichtbrechend, dass man, um zum Ziele zu kommen, bedeutend abblenden muss, und dann selbst gelingt es nur schwer, in einzelnen Fällen die Streifung sichtbar zu machen.

In der Hoffnung, dass es vielleicht glücken könnte, in den allerersten Stadien des Resorptionsvorganges morphologische Veränderungen an den Epithelzellen sichtbar zu machen, versuchte ich der Frage insofern experimentell näher zu kommen, indem ich die beiden in Betracht kommenden Factoren, die hungernde überlebende, resorptionsfähige Epithelzelle einerseits und den resorbierbaren Dünndarminhalt andererseits erst im Augenblick der Beobachtung unter dem Mikroskop zusammenbrachte. Kurz die auspräparierte Darmschleimhaut eines hungernden, nicht gefütterten Tieres wurde unter dem Mikroskop beobachtet, indem dieselbe mittelst einer Glascapillare mit dem frischen Dünndarminhalt eines in der Resorptionsthätigkeit getöteten vorher gefütterten Tieres derselben Species benetzt wurde.

Ich machte diesen Versuch bei Ratten und bei Mäusen zu wiederholten Malen. Das Resultat war stets ein negatives. Ich habe niemals mit Sicherheit morphologische Veränderungen an dem Darmepithel feststellen können, welche darauf schliessen liessen, dass überhaupt Resorption stattfand. Wenn ich eine starke Vorwölbung des Randsaumes sowie das Auftreten kleiner Fetttröpfchen in der Überkernzone der Epithelzellen in einzelnen Fällen feststellen konnte, so traten diese Erscheinungen jedesmal erst dann auf, wenn die seit dem Beginn des Versuchs verflossene Zeit den Einwand gestattete, es könne sich hierbei auch ebenso gut um Absterbeerscheinungen handeln.

Gleichzeitig mit diesen Experimenten machte ich Versuche mit der Resorption gefärbter Fette bei meinen Versuchstieren. Es wurde sowohl Sudanfarbstoff wie Alkanna mit ausgeschmolzenem Speck verrieben und letzteres nach dem Erkalten in tiefdunkel gefärbtem Zustande an die hungernden Tiere verfüttert.

Die nachfolgende Untersuchung des resorbierenden Darmepithels ergab als auffallende Thatsache, dass die in den Zylinderzellen befindlichen Fetttröpfchen stets und unter allen Umständen ungefärbt waren. Es wurden jedesmal frische Präparate angefertigt und mit den fixierten und unfixierten Gefrierschnitten verglichen.

Eine weitere Reihe von Versuchen erstreckte sich nun auf die Sichtbarmachung der morphologischen Epithelveränderungen bei der Resorption der Eiweissstoffe. Naturgemäfs kommt hierbei ja die Frage einer mechanischen Aufnahme nicht in Betracht, da die Eiweissstoffe wahrscheinlich in umgewandelten Zustande, das heisst, in Lösung begriffen, den Dünndarm passieren. Jedenfalls habe ich aber, um dies bestimmt auszusprechen, bei der Eiweissresorption ebenso wie vorher bei der Fettresorption jegliche Andeutung einer mechanischen Aufnahme seitens der Epithelzellen vermisst.

Ich benutzte auch hier Ratten und Mäuse zum Versuch, die mit dem Eiweiss resp. Eigelb hartgekockter Eier gefüttert waren.

Die Untersuchung am überlebenden Epithel ergab so gut wie gar keine Anhaltspunkte für die Lösung der Frage. Eine starke Quellung der Epithelschicht, das war alles, was sich unter diesen Umständen konstatieren liess.

Hingegen traten an sorgfältig fixierten Präparaten an den basalen Enden der Zylinderzellen Vorgänge zu Tage, die ganz zweifellos mit der Resorptionsthätigkeit im engsten Zusammenhange stehen mussten. Ein Vergleich von Fig. 4 und Fig. 5 lehrt klar und deutlich, um was es sich in diesem Falle handelt. Die beiden Präparate, nach denen die Zeichnungen angefertigt worden sind, entstammen dem Dünndarm zweier Ratten. Fig. 4 zeigt das Darmepithel eines hungernden Tieres, Fig. 5 dasjenige einer kurz nach der Eiweissfütterung getöteten Ratte. Im ersteren Falle sehen wir das Epithel im Ruhezustande im zweiten

zeigt es sich im Moment seiner Eiweiss resorbierenden Thätigkeit. Die Zylinderzellen sind in Fig. 4 ganz homogen und gleichmässig breit von oben bis unten. In Fig. 5 zeigen sie in der Überkernzone eine Verbreiterung, eine Ausbuchtung, Convexität des Randsaumes und eine Aufhellung (Quellung) des Protoplasmas über dem oberen Pole der Kerne. Dieselbe geht in der Unterkernzone allmählich wieder in ein dichteres homogenes Protoplasma über, welches sich nach der Basis der Zellen ziemlich scharf von dem gekörnten protoplasmatischen Netzwerk abgrenzt, welches die hier offenbar zur Ausscheidung kommenden resorbierten Eiweissstoffe umschliesst. Letztere sind wahrscheinlich durch das Fixierungsmittel nicht zur Gerinnung gebracht worden. Es gelang mir bisher nie, dieselben zu färben, sondern es blieb stets nur das protoplasmatische, sie umschliessende, in der Zeichnung sichtbare Gerüst übrig.

Wir sehen also in diesem Präparat die Aufnahme der Eiweissstoffe in der Überkernzone und ihre Ausscheidung in der Unterkernzone gleichzeitig zum Ausdruck gebracht, und ich möchte es in dieser Hinsicht mit Fig. 1 und Fig. 2 vergleichen, die denselben Vorgang bei der Fettresorption zur Anschauung bringen mit dem Unterschied, dass es durch die Anwendung der Osmiumsäure in letzterem Falle gelungen ist, die resorbierten Massen (Fett) selbst gefärbt zur Anschauung zu bringen.

In Bezug auf die Aufnahme der Nahrungsstoffe und ihr Verhalten in der Überkernzone ist keine grosse Differenz zu konstatieren. Sie erscheinen im Protoplasma der Zellen und werden als helle Zone (resp. als Fettropfen) sichtbar. Wie sie dorthin gelangen, das lässt sich nach unseren vorher beschriebenen Versuchen auf morphologischem Wege nicht feststellen. Der Randsaum, das zeigen auch hier die fixierten Präparate, ist jedenfalls morphologisch intakt geblieben. Die Beteiligung der einzelnen Zellen an den geschilderten Resorptionsvorgängen ist von Stelle zu Stelle verschieden und durchaus individuell, das lehrt die Durch-

musterung der Schnittserien noch besser als die vorliegenden Abbildungen. Wie sollen wir uns also den Begriff der Fett- und Eiweissstoffe in das Protoplasma der Zellen in der Überkernzone besser erklären als durch die Annahme nicht eines mechanischen, sondern eines osmotischen Vorganges? Die Fett- und Eiweissstoffe werden vermutlich beide in gelöster Form, (daher morphologisch unsichtbar) durch den Randsaum in das Protoplasma übergehen. Der Randsaum dient als osmotische Membran, welche Darminhalt einerseits und Zellprotoplasma andererseits in Diffusionsbeziehungen setzt. Damit ist also die Resorptionsthätigkeit bedingt durch das osmotische Äquivalent des Protoplasma jeder einzelnen Zelle und somit von der Individualität der letzteren abhängig.

Anders als die Aufnahme gestaltet sich die Ausscheidung der Fett und Eiweissmassen in der Unterkernzone. Sie gleicht hier im Wesentlichen beide Male dem, was wir sonst für gewöhnlich bei Sekretionsvorgängen an Zellen zu sehen gewohnt sind, mit dem Unterschiede, dass die Abscheidung der Sekrete nicht nach aussen in präformierte Drüsengänge, sondern nach innen in das subepitheliale Lymphmaschennetz erfolgt. Es liegt hier also eine sogenannte »interne Sekretion« vor. Die Sekretion der Eiweissmassen Fig. 5 u. 6 liesse sich bis zu einem gewissen Maſse mit der Schleimsekretion vergleichen. Hier wie dort liegt das Sekret an dem einen Ende der Zelle vorgebildet und von einem protoplasmatischen Gerüst umschlossen, welches sich nach der Ausstossung des Sekretes in das Innere der Zelle zurückzieht, nachdem es die eingeschlossenen Massen freigegeben hat. Die Eiweisssekretion erfolgt also an der Basis der Zylinderzellen intracellulär, Fig. 6.

Die Fette werden im Gegensatz dazu bereits in der oberen Hälfte der Unterkernzone seitlich neben und zwischen den Zellen ausgeschieden, also intercellulär. Es bilden sich demnach bei der Fettsekretion die der Unterkernzone intercelluläre Fett-

ausscheidungen, welche die äusserst zierliche schachbrettartige Felderung erzeugen, wie sie auf Querschnitten durch die Unterkernzone stets zu Tage tritt, Fig. 3. Dass die letztere keineswegs ein Kunstprodukt ist hat mich der Vergleich lebensfrischer mit fixierten Präparaten gelehrt.

Eine regelmässig zu beobachtende Modifikation erleiden die bisher beschriebenen Resorptionsvorgänge, wenn der zu resorbierende Dünndarminhalt sehr wässrig ist. Das kann man am besten am Darmepithel von Pflanzenfressern beobachten, die mit frischen Kräutern gefüttert wurden. Fig. 7 zeigt das Dünndarmepithel vom Meerschweinchen in den allerersten Stadien der Resorption. Die resorbierenden Zellen sind hier ausserordentlich stark gequollen und aufgebläht Fig. 7c. Ihr Protoplasma zeigt eine besonders feine, netzförmige Struktur im Gegensatz zu den vereinzelt anzutreffenden ruhenden Zellen, welche sehr schmal, gleichsam zusammengedrückt erscheinen, und deren Protoplasma sich meistens sehr dunkel färbt und sehr dicht zu sein scheint. Vergl. Fig. 7a und b. Ein Vergleich von Fig. 5 und Fig. 7 lässt vermuten, dass in beiden Fällen, in Fig. 5 durch die partielle in (a) Fig. 7 durch die totale (c) Aufhellung des Protoplasmas die erste Phase des Resorptionsvorganges, im ersten Falle bei wasserarmer, im zweiten bei wasserreicher Nahrung morphologisch zum Ausdruck gekommen ist. In Fig. 7 hat die interne Sekretion in der Unterkernzone noch nicht begonnen, während sie bei Fig. 5 bereits anfängt.

Sehr auffallend und regelmässig zu konstatieren ist auch die Verbreiterung der einzelnen Cylinderzellen, wenn dieselben bei fortgeschrittener lebhafter Resorptionsthätigkeit sich befinden. Sie erstreckt sich nicht allein auf das Protoplasma, sondern findet auch in Zunahme der Breitendimension und Abrundung der Kerne ihren deutlichen Ausdruck, Fig. 6 und 7 im Gegensatz zu Fig. 4 und 5.

Bilder wie Fig. 6, die das Epithel auf dem Höhestadium

der Eiweissresorption zeigen und jene ausserordentliche Verbreiterung der Unterkernzone aufweisen, könnten leicht wegen ihrer Abenteuerlichkeit als Kunstprodukte aufgefasst werden, und haben sich diese Beurteilung auch des öfteren schon gefallen lassen müssen. Dennoch konnten mich zahlreiche sorgfältige Vergleiche mit in übereinstimmender Weise behandelten, in Ruhezustand befindlichen Därmen eines Besseren belehren und ich muss der Deutung, welche Mingazzini dieser Erscheinung beim Huhn gegeben hat gegenüber der von Oppel geäusserten Ansicht durchaus beistimmen. Wir haben in ihr den Ausdruck einer inneren sekretorischen Thätigkeit der Darmepithelzellen zu erblicken, welche auf diese Weise die resorbierten Massen in die Lymphbahnen befördern. Natürlich geben diese Bildungen, die als Gruenhagen'sche Räume bereits in der Litteratur bekannt und als Schrumpfungserscheinungen gedeutet waren, sehr leicht zu Entstehung von künstlichen Epithelabhebungen Veranlassung, indem ihr feines Netzwerk zerreisst und grosse Lücken zu bilden imstande ist. Man kann solche Fehler aber durch sorgfältige Fixation und Härtung vermeiden lernen.

Es ist eigenartig, wie scharf das homogene Protoplasma der Epithelzellen bei dem Vorgange der internen Sekretion von der secernierenden Zone sich abhebt, Fig. 5 und 6. Oft findet man auf dem Höhestadium der Resorption Bilder, wo auf diese Weise die Unterkernzone um mehr als eine Epithelzellenlänge erhöht erscheint, Fig. 6. Bei der Betrachtung von Übersichtsbildern gewinnt man fast den Eindruck als ob das Epithel geradezu abgetrennt sei und handschuhfingerförmig das Zottenstroma überziehe, vergl. Fig 8 und Fig. 9. Natürlich lässt die Betrachtung mit starken Immersionssystemen, welche die feinere Struktur der Unterkernzone aufzulösen imstande sind, einen Zweifel über ihre Bedeutung nicht zu. Man erkennt in dem Gewirr protoplasmatischer Zellfortsätze noch sehr deutlich die den Zellgrenzen entsprechenden septumähnlichen Ausläufer, die bei Schräg- und

Querschnitten in Form einer quadratischen Felderung zu Tage treten, Fig. 5 und 6.

Deutet schon diese Erscheinung darauf hin, dass es sich um den Zylinderzellen angehörende Bildungen handelt, die der Epithelschicht in der Unterkernzone und nicht dem subepithelialen Gewebe zuzurechnen sind, so findet man darin ferner auch einzelne abgerundete Zellen, wie sie der Epithelschicht des Darmkanales ja eigentümlich sind und deren Provenienz und Bedeutung eine verschiedenartige sein kann, wie ich bereits früher gezeigt habe (45) Fig. 6, c. Sie können entweder auf der Durchwanderung begriffene Leukocyten oder eine besondere Erscheinungsform der Darmepithelien selbst darstellen. Wie gesagt ist die morphologische Struktur der sogenannten »Gruenhagen'schen Räume« eine so regelmäſsige und sind die Bedingungen, unter denen sie auftreten, so typisch beim Resorptionsvorgang, dass ihre Bedeutung nach dem bisher Dargelegten nicht mehr zweifelhaft sein kann.

Mit dem weiteren Fortschreiten des Resorptionsvorganges schwinden sie natürlich, nachdem die in dem Maschennetz gelegenen resorbierten Säfte in Lymphraumsystem des adenoiden Zottengewebes sich ergossen haben. Man kann die Letzteren dort nicht nachweisen und es scheint als ob sie erst beim Eintritt in den centralen Chylusraum in gerinnbare Eiweissstoffe umgewandelt würden. Man findet denselben nämlich, wenn die Resorptionserscheinungen an den Epithelien längst nicht mehr zu sehen sind und letztere sich bereits wieder im Ruhezustande befinden, meist erweitert und mit geronnenen, färbbaren, feinkörnig niedergeschlagenen, strukturlosen Eiweissmassen gefüllt. Auch bei der Fettresorption sieht man das letztere in diesem Stadium nur sehr spärlich hier und da in Leukocyten eingeschlossen im adenoiden Gewebe, während es vorher in dichten Massen die Zylinderzellen und intercellulären Räume ausfüllte und am Schluss der Resorption den Hauptinhalt

des centralen Chylusgefässes darstellt. Es muss offenbar die Passage durch das Zottenstroma entweder sehr schnell oder im Zustande der Lösung durchmachen, sonst würde man es doch wohl reichlicher zu Gesicht bekommen. Für letzteren Umstand spricht noch eine Beobachtung, die ich stets gemacht habe: Es herrscht nämlich zwischen den Fetttröpfchen, welche in den Epithelzellen sichtbar werden und denen des centralen Chylusraumes ein in die Augen stechender Grössenunterschied. Die ersteren sind auffallend gross und massig, die letzteren dagegen an dünnen Schnitten ausserordentlich fein und nur mit sehr starken Vergrösserungen als einzelne isolierbare Elemente zu erkennen.

Eine kurz zusammenfassende Übersicht über die aus den vorliegenden Untersuchungen gewonnenen Resultate muss demnach ergeben, dass:

1. Die Resorption der Fette und Eiweissstoffe im Dünndarm durchaus abhängig ist von der individuellen physiologischen Funktion der einzelnen resorbierenden Darmepithelzellen, die vermöge ihres Baues und ihrer Anordnung vor allen anderen Zellen des Organismus in besonders hohem Mafse zur Resorption befähigt sind.

2. Der in und an den Epithelzellen bei der Resorption sich abspielende Vorgang zerfällt seinem Wesen nach in zwei Phasen. Die erste besteht in der Aufnahme der Fett- und Eiweissmassen seitens der Cylinderzellen an ihren freien Oberflächen auf Grund osmotischer Vorgänge, bei denen der intakte Randsaum die Funktion einer osmotischen Membran auszuüben scheint.

   Die zweite Phase wird charakterisiert durch die Wiederausscheidung der aufgenommenen Bestandteile seitens der Epithelzellen in den Lymphmaschen des adenoiden Gewebes auf mechanischem Wege.

3. Bei diesem letzteren Vorgang erfolgt die Sekretion der Fettmassen in der Unterkernzone von Kernhöhe ab seitlich, intercellulär, während die Eiweissmassen, der Schleimsekretion vergleichbar, intracellulär ausgeschieden werden.

4. Die bei der inneren Sekretion der Eiweissstoffe in Erscheinung tretenden, als Gruenhagen'sche Räume zuerst beschriebenen Gebilde, müssen wir in Übereinstimmung mit den Untersuchungen Mingazzini's nicht als Kunstprodukte, sondern als typische physiologische Epithelveränderungen deuten.

5. Auf der Passage durch Epithel und Lymphbahnen bis zur Wand des centralen Chylusraumes hin gelingt es nicht die resorbierten Eiweissstoffe mit Flemming'scher Flüssigkeit oder Sublimat zu fixieren und färberisch darzustellen, erst im Lumen des centralen Chylusraumes findet man sie mit diesen Methoden vor, so dass der Schluss gerechtfertigt erscheint, sie seien bis dahin in sehr leicht löslicher Form gelangt und dann erst in gerinnbare Eiweisskörper umgewandelt.

Dieser letztere Umstand deutet schon auf die scheinbar unzweckmäfsige vielfache Umwandlung hin, die die Nahrungsstoffe aus ihrem Wege durch die Darmwandung erleiden müssen. Auch bezüglich der Fettresorption müssen wir uns auf Grund unserer Beobachtungen auf Pflüger's Standpunkt stellen, dass das Fett während des Resorptionsaktes verschiedentlich in gelösten und ungelösten Zustand abwechselnd übergeführt wird.

Dafür sprechen sowohl unsere Erfahrungen mit der Verfütterung gefärbten Fettes und den dabei auftretenden Resorptionsbildern als auch die bei unseren Fütterungsexperimenten gewonnenen Flemming-Präparate. Es ist allerdings sehr schwer einzusehen, warum die Natur sich scheinbar leicht zu

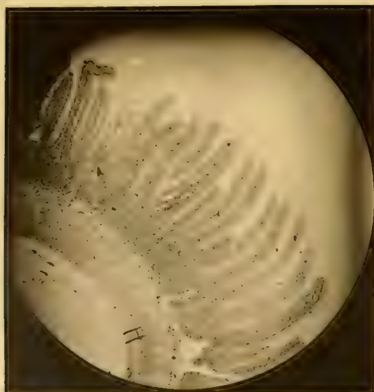


Fig. 8.

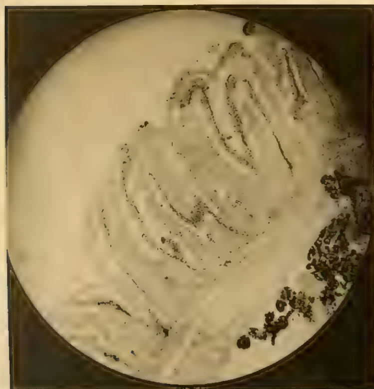


Fig. 9.



Fig. 10.

Reuter phot.
Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden.

lösende Aufgaben durch ein so umständliches Verfahren erschwert und so lässt sich wohl begreifen, wenn Oppel den Gedanken der mehrfachen Fettanwendung für unannehmbar hält. Er sagt z. B. (40): »Wer den Gedanken heute noch aufrecht erhalten wollte, dem möchte ich raten, die Frage ernstlich durchzudenken, wie denn das Fett aus der Darmepithelzelle, wenn es korpuskulär geworden ist, wieder herankommen soll. Die Schwierigkeiten sind hierfür um so grösser, als wir hier nicht mit den so bequemen Verdauungssäften rechnen dürfen, so dass derlei Gedanken wohl jedem meine Ansicht als die plausibelere erscheinen werden lassen.

Zweifellos wird ein Teil des Spaltungsprodukte des Fettes sofort in der Darmepithelzelle in Fett umgebildet, aber das ist der kleinere Teil und zwar eben derjenige Teil, welcher für die Resorption weiterhin nicht in Betracht kommt, sondern zunächst aufgespeichert wird.« Auch in dem nächsten Jahre äussert Oppel noch gelegentlich seines Referats (42) die alten Zweifel mit den Worten:

Wenn wir somit in der nun auch von Flemming öffentlich vertretenen Lehre eine gesicherte Thatsache sehen wollen, so tauchen sofort zahlreiche weitere Fragen auf. Wir wissen nun wie das Fett in die Darmepithelzelle hineinkommt, wie kommt es aber ans derselben wieder heraus? Wäre es nicht das naheliegendste, daran zu denken, dass wenigstens ein grosser Teil des Fettes in derselben Form, in welcher es von der Darmepithelzelle aufgenommen, auch wieder weiter gegeben wird. Würden denn, wenn diese Frage bejaht werden könnte, alle die Ablagerungen von Fett, die bekannten Fetttröpfchen, welche in der Darmepithelzelle (und in allen Geweben des Darmes, die Muskulatur vielleicht allein ausgenommen) bei der Fettresorption auftreten, nicht eine ganz andere, dem eigentlichen Wesen der Resorption fernstehende Bedeutung erhalten? Könnte es sich dabei um einen der Aufspeicherung von Fett und anderen

Organen (z. B. in der Amphibienleberzelle oder in der Fettzelle des Bindegewebes) ähnlichen, vielleicht periodisch rascher ablaufenden Vorgang handeln? Diese wenigen Fragen sind wohl schon mehr, als die nächsten Jahre werden beantworten können. Vielleicht kann es zu einer rascheren Beantwortung einiger dieser Fragen beitragen, wenn ich darauf hinweise, dass es eine sehr wenig ökonomische Einrichtung wäre, wollte man der Darmepithelzelle die doppelte Arbeitsleistung zumuten, bei jedem Resorptionsakt erst sämtliche Spaltungsproducte des Fettes nach der Aufnahme im Zellleib zu Fett umzuwandeln, um sie dann vor dem Verlassen der Zelle von neuem zu zerlegen. Denn dass die Darmepithelzelle, die aus den aufgenommenen Produkten gebildeten Fetttröpfchen an ihrer Unterseite (oder wie Ranvier will, an ihrer Seitenfläche in den Intercellularraum) in Tröpfchenform, also korpuskulär entleert, erscheint mir zum mindesten ebenso wenig wahrscheinlich, als es heute die korpuskuläre Aufnahme des Fettes durch den Randsaum der freien Oberfläche dieser Zelle geworden ist.«

Ich glaube neben dem, was über die vorliegenden Untersuchungen bereits früher gesagt worden ist, wird ein stillschweigender Hinweis auf die beigegebenen Abbildungen, die von Herrn Zeichner Gummelt in objectivster Weise und mit grossem technischen Geschick für die vorliegenden Auseinandersetzungen hergestellt wurden, gewiss eine kleine Anzahl der von Oppel so anregend geschilderten Fragen beantworten können.

Ganz besonders möchte ich aber an dieser Stelle noch auf die von physiologisch-chemischen Arbeiten in allerletzter Zeit gegebenen Aufklärungen hinweisen, die im Allgemeinen die vorliegenden anatomischen Studien zu bestätigen geeignet sind. Ich meine damit vorwiegend die Untersuchungen Pflüger's über die Resorption der Fette und eine neuerdings von Fr. Kutscher und J. Seemann (61) publicierte Arbeit, welche

sehr interessante Gesichtspunkte für das das Verständniss der morphologischen Erscheinungen bei der Eiweissresorption liefert. Nach diesen letztgenannten Autoren wird »in der Norm unter Einwirkung des Trypsins ein wesentlicher Teil der Eiweisskörper im Dünndarm bis zur Bildung krystallinischer Produkte, von denen bisher Leucin, Tyrosin, Lysin und Arginin isoliert wurde, gespalten«. Ein Umstand, der es unter anderem verständlich erscheinen lässt, dass solche Stoffe, während der Resorption beim passieren der Zelleiber, sich der corrosiven Einwirkung unserer fixierenden Flüssigkeiten entziehen können.

Zum Schluss sei es mir gestattet, Herrn Prosector, Dr. E. Fränkel für die in der Anatomie des Eppendorfer Krankenhauses gegebene Gelegenheit zu einem Teil der vorliegenden Untersuchungen meinen besten Dank auszusprechen.

Abbildungen.

Fig. 1. Dünndarmepithel von der Ratte im ersten Stadium der Fettresorption. Resorbierte Fettmassen in der Überkernzone, zum Teil durch Xylol aufgelöst. Flemmingbehandlung, mit Saffranin gefärbt.

g. 2. Dasselbe Object in weiter fortgeschrittenem Resorptionsstadium. Ausscheidung der perlschnurförmig angeordneten Fetttröpfchen in die intercellulären Räume in der Unterkernzone und von dort in die Lymphmaschen des adenoiden Gewebes (bei a).

Fig. 3. Dasselbe Object in demselben Stadium, Querschnitt durch die Unterkernzone.

Fig. 4. Nicht resorbierendes Darmepithel von der Ratte in Hungerzustand, mit Becherzelle, letztere seitlich angeschnitten.

Fig. 5. Eiweissresorption an demselben Object, gleicher Behandlung.

Die aufgenommenen Eiweissstoffe sind kenntlich an der Aufhellung der Zellen in der Überkernzone (a). Die Ausscheidung in der Unterkernzone beginnt (b).

Fig. 6. Weiter fortgeschrittenes Stadium der Eiweissresorption. Bedeutende Verbreiterung der Unterkernzone bei (b), etwas schief geschnitten, daher die Zellterritorien nicht ganz der Länge nach getroffen. c abgerundete Epithelzellen in der Unterkernzone.

Fig. 7. Resorption stark wasserhaltiger Nahrung im Dünndarm von Cavia. Epithelzellen enorm aufgebläht (c) neben einzelnen noch ruhenden Epithelzellen (a, b). Erstes Stadium der Resorption.

Fig. 8. Übersichtsbild über die Dünndarmwand der Ratte in ruhendem Zustande.

Fig. 9. Dünndarm der Ratte in der Resorption von Eiweissstoffen begriffen.

Fig. 10. Schrägschnitte durch die mit Fettresorption beschäftigten Dünndarmzotten der Ratte.

Litteratur.

1. Brücke. Über die Chylusgefässe und die Resorption des Chylus. Wien 1853.

2. Kölliker. Über die Resorption des Fettes im Darm etc. Abhandl. d. phys. med. Gesellsch., Januar 1856

3. Balogh, C. Das Epithel d. Darmzotten in verschiedenen Resorptionszuständen. Mit 1 Tafel. Giessen 1860.

4. Dönitz. Über die Schleimhaut des Darmkanals. Archiv f. Anat. u. Physiol. von Reichert und Dubois-Reymond. Heft III u. IV. 1864.

5. Letzerich. Über die Resorption der verdauten Nährstoffe im Dünndarm. Virchow's Archiv Bd. XXXVII, 1866. Fortsetzung daselbst Bd. XXXIX, 1867.

6. Eimer. Zur Fettresorption und Entstehung der Schleim- und Eiterkörperchen. Virchow's Archiv Bd. XXXVIII, 1867.

7. Arnstein. Über Becherzellen und ihre Beziehungen zur Fettresorption und Sekretion. Virchow's Archiv Bd. XXXIV, 1867.

8. Fries. Über die Fettrosorption und die Entstehung der Becherzellen. Virchow's Archiv Bd. XL, 1867.

9. Radziejewski. Experimentelle Beiträge zur Fettresorption. Virchow's Archiv Bd. XLIII, 1868. Derselbe, „Zusätze dazu“, Bd. LVI, 1872.

10. Eimer. Die Wege des Fettes in der Darmschleimhaut bei seiner Resorption. Virchow's Archiv Bd. XLVIII, 1869.

11. v. Wistinghausen. Experimenta quaedam endosmatica de bilis etc. Dissertation, Dorpat, übersetzt von J. Steiner. Arch. f. Anatomie u. Physiol. 1873.

12. v. Thanhoffer, L. Beiträge zur Fettresorption und histologischen Struktur der Dünndarmzotten. Arch. f. d. ges. Physiologie Bd. 8, 1874.

13. Steiner. Über Emultionen, ihre Entstehung und ihr Wert für die Resorption der neutralen Fette im Dünndarm. Hiss' Archiv f. Anat. u. Physiol. 1874.

14. Peremoznikoff. Zur Frage der Synthese des Fettes. Centralblatt f. d. med. Wissensch. 1876.

15. Fortunatow. Über die Fettresorption und histologische Struktur der Dünndarmzotten. Pflüger's Archiv XIV, p. 285, 1877.

16. Will. Vorläufige Mitteilung über Fettresorption. Pflüger's Archiv Bd. XX, 1879.

17. Will. Über Fettresorption. Dissert., Leipzig 1880.

18. Paneth, J. Über die secernierenden Zellen des Dünndarmepithels. Archiv f. mikr. Anatomie Bd. 31, 1881.

19. Wiedersheim. Ueber die mechanische Aufnahme der Nahrungsmittel in der Darmschleimhaut. Festschrift der 56. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte zu Freiburg i. B. 1883.

20. Ewald. Über Fettbildung durch die überlebende Darmschleimhaut. Hiss' Archiv. Physiol. Abteil. 1983.

21. Wiemer, O. Über den Mechanismus der Fettresorption. Inaugural-Dissertation, Bonn 1884.

22. Wiemer, O. Über den Mechanismus der Fettresorption. Archiv f. d. gesamte Physiologie Bd. 33, 1884.

23. Zawarykin, Th. Über Fettresorption im Dünndarm. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 33, 1884.

24. Schäfer, R. Über die Fettresorption im Dünndarme. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 33, 1884.

25. Eimer. Neue und alte Mitteilungen über Fettresorption im Dünndarm. Biol. Centralbl. Bd. IV, 1884.

26. Eysoldt. Ein Beitrag zur Frage der Fettresorption. Dissertation, Kiel 1885.

27. Müller, Fr. Über Fettresorption. Sitzungsberichte der Würzb. phys.-med. Gesellschaft 1885.

28. Müller, Fr. Untersuchungen über Icterus. Zeitschrift für klin. Medicin Bd. XII, 1886.

29. Gad. Zur Lehre von der Fettresorption. Hiss' Arch. Physiol. Abt. 1887.

30. Gruenhagen. Über Fettresorption im Darm. Anat. Anz. 1887.

31. Heidenhain, R. Beiträge zur Histologie und Physiologie der Dünndarmschleimhaut. Arch. f. d. ges. Physiol. Supplementband 43, 1888.

32. Groeper. Ein Beitrag zur Lehre von der Fettresorption. Arch. f. Anatomie und Physiologie 1889.

33. Munk, J. Über die Resorption von Fetten und festen Fettsäuren nach Ausschluss der Galle vom Darmkanal. Virchow's Arch. Bd. CXXII, 1890.

34. Dastre. Recherches sur la bile. Arch. de physiolog. Vol. XXII, 1890.

35. Abelmann. Über die Ausnutzung der Nahrungsstoffe nach Pankreasexstirpation. Inaug.-Dissert., Dorpat 1890.

36. Minkowski. Zur Lehre von der Fettresorption. Berl. klin. Wochenschrift No. 15, 1890.

37. Boas. Ueber Dünndarmverdauung beim Menschen. Zeitschr. f. klin. Med. Bd. XVII, 1890.

38. Hedon et Ville. Digestion des graisses après fistule biliaire et exstirpation du pancréas. Soc. de biol. 9. avr. 1892.

39. Flemming. Morphologie der Zelle in Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgesch. Bd. 7, 1897, p. 403—485.

40. Biedermann, W. Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung. I. Die Verdauung der Larve von Tenebrio molitor. Arch. f. d. ges. Physiologie 1898.

41. Flemming, W. Über die Cuticularsäume und ihren Bau und die physiologischen Hypothesen über Fettresorption im Darm. Münchener med. Wochenschrift No. 48, 1898.

42. Levin. Über den Einfluss der Galle und des Pankreassaftes auf die Fettresorption im Dünndarm. Pflüger's Archiv Bd. LXIII, 1896.

43. Oppel. Verdauungsapparat in Ergebnisse der Anat. u. Entwickelungsgesch. Bd. VIII, 1898.

44. Cohnheim, O. Versuche am isolierten überlebenden Dünndarm. Zeitschrift f. Biologie XXXVIII, N. F. XX, 1899.

45. Oppel. Verdauungsapparat in Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte Bd. IX, 1899.

46. Pflüger, E. Über die Gesundheitsschädigungen, welche durch den Genuss von Pferdefleisch verursacht werden. (Nebst einem Beitrag über die Resorption der Fette.) Arch. f. d. ges. Physiologie Bd. 80, 1900.

47. Pflüger, E. Der gegenwärtige Zustand der Lehre von der Verdauung und Resorption der Fette und eine Verurteilung der hiermit verknüpften physiologischen Vivisectionen am Menschen. Arch. für d. ges. Physiol. Bd. 82, 1900.

48. Reuter, Karl. Über die Rückbildungserscheinungen am Darmkanal der Larve von Alytes obstetinans. Teil II. Mikroskopische Untersuchung der Organveränderungen. Anatomische Hefte, I. Abth., XLIX. H. (Bd. 15, H. 3).

49. Reuter, Karl. Zur Frage der Darmresorption. Anatomischer Anzeiger Bd. XIX No. 8, 1901.

50. Nerking, J. Über das Lösungsvermögen von Seifen für fettlösliche Farbstoffe. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 82, 1900.
51. Friedenthal, N. Über die bei der Resorption der Nahrung in Betracht kommenden Kräfte. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1900, P. 217.
52. Hofbauer, L. Kann Fett unverseift resorbirt werden? Eine Versuchsreihe zur Beantwortung dieser Frage. Arch. f. d. ges. Physiologie Bd. 81, 1900.
53. Pflüger, E. Über die Resorption künstlich gefärbter Fette. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 81, 1900.
54. Hofbauer, L. Über die Resorption künstlich gefärbter Fette. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 84, 1901.
55. Exner, S. Bemerkungen zur vorstehenden Abhandlung von Dr. L. Hofbauer: „Über die Resorption künstlich gefärbter Fette". Ebendaselbst.
56. Pflüger, E. Fortgesetzte Untersuchungen über die Resorption der künstlich gefärbten Fette. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 85, 1901.
57. Rosenberg, S. Zur Physiologie der Fettverdauung. Ebendaselbst.
58. Oker-Blom, M. Tierische Säfte und Gewebe in physikalisch-chemischer Beziehung. V. Mitteilung Die Resorptions- und Secretionsvorgänge im Allgemeinen. Ebendaselbst Heft 11/12.
59. Friedenthal, H. Über die Resorption wasserunlöslicher Substanzen. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 87, 1901.
60. Cohnheim, O. Über Dünndarmresorption. Zeitschr. f. Biologie Bd. 39, p. 161.
61. Kutscher, Fr. und Seemann, J. Zur Kenntnis der Verdauungsvorgänge im Dünndarm. Zeitschr. f. physiol. Chemie Bd. XXXIV, H. 4, 5, 6. 1902.

DAS
PERIPHERE NERVENSYSTEM DES AMPHIOXUS
(BRANCHIOSTOMA LANCEOLATUM).

VON

A. S. DOGIEL,
ST. PETERSBURG.

Mit 50 Abbildungen auf den Tafeln XII—XXIX.

Dem Andenken

des grossen russischen Zoologen

A. O. Kowalewsky

gewidmet.

Im Sommer 1899 bot sich mir die Gelegenheit in der biologischen Station in Sewastopol zu arbeiten; ich beschloss die Technik der Nervenfärbung sowohl mit Methylenblau als auch mit Silber bei verschiedenen niederen Tieren zu studieren, und wählte als erstes Untersuchungsobjekt den Amphioxus. Dank der Liebenswürdigkeit des Direktors der Station, des verstorbenen Akademikers A. O. Kowalewsky, hatte ich alles für meine Untersuchungen erforderliche zu meiner Verfügung.

Da in der letzten Zeit viele Forscher das Nervensystem des Amphioxus studiert haben, so erwartete ich bei Beginn meiner Untersuchung nicht irgend welche neue Befunde zu machen. Die Beobachtungsresultate zeigten jedoch alsbald, dass den bereits bekannten Thatsachen noch manche neue zugefügt werden müssen, infolge dessen ich mich veranlasst sah, das Nervensystem des Amphioxus, hauptsächlich das periphere, einem genauen Studium zu unterziehen. Es gelang mir nicht die Arbeit während der Ferien in Sewastopol zu beendigen, infolge dessen die Untersuchungen in St. Petersburg weitergeführt wurden; auch hier wiederum erhielt ich das erforderliche lebende Material ausschliesslich Dank der Bemühungen und des Beistandes des verstorbenen A. O. Kowalewsky.

Die ersten Angaben über die Endigungen der peripheren Nerven finden sich bereits bei Quatrefages[1]); derselbe machte die Beobachtung, dass eine grosse Anzahl dieser mit besonderen bläschenförmigen Körperchen endigen, und sprach die Ver-

[1]) Mémoire sur le système nerveux et sur l'histologie du branchiostome ou Amphioxus. Annales de sciences naturelles 3 Ser, Zoologie, T. 4, 1845.

mutung aus, dass die letzteren, aller Wahrscheinlichkeit nach, schleimabsondernde Organe darstellen.

In einer epochemachenden Arbeit über die Entwickelung des Amphioxus, hat alsdann A. Kowalewsky[1]) zuerst darauf aufmerksam gemacht, dass bei der Larve dieses Tieres die Nerven in sämtlichen, die Körperoberfläche bedeckenden Epithelzellen endigen.

Bald darauf bestätigte Ph. W. Owsjannikow[2]) bei seinem Studium des peripheren und cerebralen Nervensystems des Amphioxus, die Beobachtungen von A. Kowalewsky und wies nach, dass das untere zugespitzte Ende einer Epithelzelle unmittelbar in eine Fibrille übergeht, welche durchaus den Charakter einer Nervenfaser hat. Nach den Beobachtungen von Ph. Owsjannikow sind ausserdem im Verzweigungsgebiet des ersten Nervenpaares, welches er für den N. trigeminus hält, Ganglienzellen gelagert, die die Endorgane dieses Nerven darstellen.

Des weiteren hat L. Stieda[3]) in seiner ausgezeichneten ausführlichen Monographie über den Amphioxus zuerst darauf hingewiesen, dass an den Austrittsstellen der oberen (dorsalen) Wurzeln im Kopfgebiet des Tieres besondere Gebilde mit runden Körpern gelagert sind, welche er für Analoge der Spinalganglien hält. Eine unmittelbare Verbindung der peripheren Nerven mit den Epithelzellen erkennt jedoch Stieda nicht an.

---

[1]) A. Kowalewsky, Die Entwickelungsgeschichte des Amphioxus lanceolatus oder Branchiostoma lumbricum. Inaug.-Diss., St. Petersburg 1865 (russisch).

[2]) Ph. Owsjannikow, Über das Centralnervensystem des Amphioxus lanceolatus. Bull. de l'Acad. Imp, des sciences de St. Petersburg, T. XII, 1868.

[3]) L. Stieda, Studien über die Amphioxus lanceolatus. Mém. de l'Acad. Imp. des sciences de St. Petersburg, T. XIX, sér. 7, 1873.

Gleichzeitig mit Stieda veröffentlicht auch P. Langerhans[1]) seine Arbeit, in welcher er ausführlich auf die Frage über die Endigungen der peripheren Nerven beim Amphioxus eingeht. Nach seinen Beobachtungen besteht das Hautepithel aus einer Reihe cylindrischer Zellen, deren freies Ende von einer Cuticula bedeckt ist; zwischen ihnen sind in wechselnder Zahl besondere kleine, langgestreckte Zellen mit grossem ausgezogenen Kern gelagert. Auf ihrer Aussenfläche tragen diese Zellen je ein beträchtlich langes, starres Härchen, welches an seiner Basis in eine längliche Verdickung übergeht; das untere Ende der Zelle zieht sich in einen dünnen Fortsatz aus. Besonders zahlreich sind diese Zellen im Kopfgebiet. Die Äste der peripheren Nerven zerfallen auf ihrem Verlauf zur Haut in feine Fäden, welche durch die sogenannte Grenzmembran der Haut hindurchtreten und sich mit den fadenförmigen Enden der erwähnten Haarzellen vereinigen. Die Epithelzellen mit den Härchen sind somit, nach den Beobachtungen von Langerhans unmittelbar mit den Verzweigungen der peripheren Nerven verbunden — d. h. echte Sinneszellen.

Auf den einander zugekehrten Flächen, der die Mundöffnung umgehenden Tentakeln beschreibt Langerhans besondere Epithelpapillen, deren Elemente sich von den übrigen Epithelzellen der Haut, sowohl durch ihre Länge als auch durch das Vorhandensein einer langen Wimper (Geissel) auf dem oberen Ende einer jeden Zelle auszeichnen. Im Centrum der Epithelpapillen sowie zwischen den Zellen des die Zwischenräume zwischen den Papillen auskleidenden Epithels sind Zellen vorhanden, von denen je ein Sinneshärchen abgeht. Die erwähnten Zellen müssen nach Langerhans den Sinneszellen zugerechnet werden; ähnliche Elemente findet er auch am Boden

[1]) P. Langerhans, Zur Anatomie des Amphioxus lanceolatus. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XII, 1876.

des Riechgrübchens. Ausserdem weist Langerhans noch auf die Existenz peripherer Ganglien hin, welche, nach seiner Meinung, mit dem ersten und zweiten Spinalnervenpaar in Zusammenhang stehen, nur im Kopfgebiet vorhanden sind und den von Quatrefages beschriebenen Elementen durchaus entsprechen.

Bei Beschreibung der sensiblen Nerven erwähnt A. Schneider[1]), dass ein jeder von ihnen im Rückenmark beginnt, wobei an der Austrittsstelle eine grosse Zahl von Kernen gelagert ist, welche wahrscheinlich den Kernen der Ganglienzellen entsprechen.

J. V. Rohon[2]) erwähnt in seiner grossen Monographie nur vorübergehend der Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut; nur eine unbedeutende Anzahl derselben steht nach seiner Meinung in unmittelbarem Zusammenhang mit den Epithelzellen der Haut; auch findet er keine Spuren irgend welcher Analoga der Spinalganglien.

Im Jahre 1888 giebt E. Rohde[3]) eine sehr sorgfältige und ausführliche Beschreibung hauptsächlich des centralen Nervensystems vom Amphioxus. Die sensiblen Nerven bestehen nach ihm aus feinen Fasern, auf deren Verlauf Kerne gelagert sind, welche an den Wurzeln offenbar den Charakter nervöser Kerne aufweisen: »Den Spinalganglien der höheren Wirbeltiere entspricht also bei Amphioxus eine Ansammlung nervöser Kerne«.

Die Arbeit von Rohde beschliesst die erste Periode der Untersuchung des Nervensystems, einschliesslich der peripheren

[1]) A. Schneider, Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere. Berlin 1879.

[2]) J. V. Rohon, Untersuchungen über Amphioxus lanceolatus. Denkschrift der kaiserl. Akad. der Wissenschaften. Wien 1882.

[3]) E. Rhode, Histologische Untersuchungen über das Nervensystem von Amphioxus lanceolatus. Zoologische Beiträge, herausgegeben von Schneider, Bd. II, H. 2, 1888.

Nerven, des Amphioxus. Hinsichtlich der Frage des Vorhandenseins von Analoga der Spinalganglien sowie der Endigung der peripheren Nerven gehen die Ansichten der Forscher, wie es die angeführten Litteraturangaben zeigen, auseinander. Einige von ihnen erkennen an, dass an den Austrittsstellen der sensiblen (dorsalen) Wurzeln oder auf dem Verlauf der Nervenstämmchen Gruppen von Ganglienzellen (besonders im Kopfgebiet) oder von Kernen vorhanden sind, welche Analoga der Spinalganglien darstellen, andere wiederum sprechen sich durchaus gegen das Vorhandensein derartiger Analoga aus. Ebenso verhält es sich auch mit der Frage in Betreff der Beziehung der sensiblen Nerven zum Epithel: einige Forscher behaupten, dass die Endverzweigungen der peripheren Nerven in unmittelbarem Zusammenhang mit sämtlichen Epithelzellen der Haut stehen, andere, dass ein derartiger Zusammenhang nur mit einigen Zellen, den sogenannten Sinneszellen, besteht, wiederum andere erkennen überhaupt keine Beziehung der Nerven zu dem Hautepithel an.

Mit der im Jahre 1891 erschienenen Arbeit des hervorragenden schwedischen Forschers G. Retzius[1]) beginnt eine neue Periode des Studiums sowohl des peripheren als auch des centralen Nervensystems vom Amphioxus. Er wandte als erster die neuen Untersuchungsmethoden, hauptsächlich das Verfahren von Ehrlich und von Golgi an; dieselben ermöglichten ihn die bereits vorhandenen Beobachtungen bedeutend zu erweitern und zu vervollständigen. So glänzend jedoch die von Retzius bei Anwendung des Methylenblaus für die Färbung der Elemente des Centralnervensystems erhaltenen Resultate waren, so spärlich waren dieselben hinsichtlich der Endigungen der sensiblen Nerven. In seiner ersten Arbeit berührt G. Retzius nur die Frage, ob beim Amphioxus besondere Spinalganglien vorhanden

1) G. Retzius, Zur Kenntnis des Centralnervensystems von Amphioxus lanceolatus. Biolog. Untersuchungen, N. F., Bd. II, 1891.

sind und spricht sich dabei folgendermafsen aus: »Wie von mehreren Forschern hervorgehoben wurde, giebt es nach dem Austritt der motorischen und sensiblen Wurzeln keine Kommissur zwischen denselben und es lassen sich keine Spinalganglien erkennen; dass man solche Ganglien oder ihre Analoga mehrerseits angenommen hat, ist in der That schwer verständlich; durch die Methylenblau-Methode lassen sich keine Spinalganglien, keine Ganglienzellen oder analoge Bildungen in den Nervenwurzeln nachweisen. Diese bestehen nur aus Nervenfasern, deren Ursprung im Centralorgan und peripherische Endigung unten besprochen werden sollen« (pag. 38). Auf die Frage, wo denn die Spinalganglien beim Amphioxus gelegen sind, antwortet er: »Es giebt deren keine. In den sensiblen Wurzeln sucht man sie vergebens, sowohl innerhalb der Rückenmarksgrenze wie ausserhalb derselben. In dem nächsten Verlauf der sensiblen Zweige trifft man weder einzelne Ganglienzellen noch Gruppen von solchen« (pag. 45). Da Retzius die genannten Ganglien nicht ausserhalb des Rückenmarks findet, so sucht er sie natürlicher Weise im Rückenmark selber, und ist der Meinung, dass denselben kleine bipolare Zellen entsprechen, welche einen ihrer Fortsätze in die rechte, den anderen in die linke Rückenmarkshälfte entsenden. Einer dieser Fortsätze tritt gewöhnlich in die sensible Wurzel ein und zieht mit den sensiblen Wurzeln zur Peripherie. Bisweilen teilt sich ein derartiger Fortsatz zunächst in zwei Ästchen, von denen das eine sich zur Peripherie begiebt, das andere jedoch im Rückenmark bleibt und sich einem parallel der Längsachse des letzteren verlaufenden Faserbündel zugesellt. Der andere Fortsatz einer jeden Zelle endet aller Wahrscheinlichkeit nach mit zahlreichen Verzweigungen in der anderen Rückenmarkshälfte.

Im Jahre 1892 erschien die Mitteilung Hatschek's[1]) über

[1]) Hatschek, Die Metamerie des Amphioxus und des Amocoetes. Akad. Anz. Bd. VII, 1892.


Fig. 1

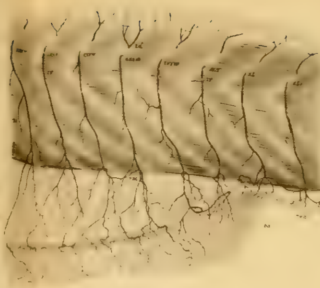

Fig. 2.


Fig. 6b


Fig. 6c.

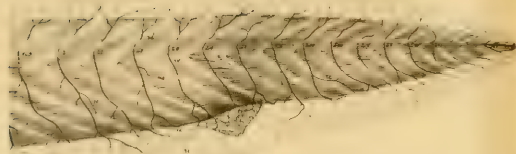

Fig. 3.


Fig. 6a.


Fig. 6d.


Fig. 4.


Fig. 5.


Fig. 7

Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden.

Lichtdruck von C. G. Röder, Leipzig.

die Metamerie des Amphioxus und des Amocoetes, in welcher er unter anderem auch über die Rückenmarknerven berichtet. Da die Beobachtungen Hatschek's den oben erwähnten Untersuchungen von Retzius widersprechen, und er dieselben in einigen Zeilen formuliert, so führe ich diese hiermit wörtlich an: »Die dorsale Wurzel, welche bekanntlich keine Verbindung mit den ventralen eingeht, steigt nahezu in dem Winkel des Myoseptums gegen die Unterhaut empor und teilt sich dort in einen dorsalen und ventralen Ast. Kleine Nester von Ganglienzellen finden sich besonders an der Teilungsstelle des Nerven, z. T. aber auch schon in dem aufsteigenden Teile und auch in den Ästen. Der aufsteigende Teil ist daher als eine ausgezogene Wurzel zu betrachten und die Spinalganglien, welche wenig konzentriert sind, liegen in der Unterhaut (in unmittelbarer Nähe ihres epithelialen Entstehungsortes«) (pag. 140).

Fusari[1]) weist alsdann bei Besprechung der dorsalen Nerven darauf hin, dass im Verlauf derselben nirgends Gebilde angetroffen werden, welche an Nervenzellen erinnerten. Die Hautnerven zerfallen nach Fusari in feine Ästchen, welche unmittelbar unter der Cuticula gelegen sind und nicht selten, besonders in der Bauchhaut, Anastomosen bilden. In der ventralen Region nahm Fusari ausserdem an den Teilungsstellen der Hautästchen Ganglienzellen wahr; einige Ästchen zerfallen hierbei in feine, freiendigende Fibrillen. In den übrigen Teilen der Haut dringen die Nerven durch die Cuticula und können leicht bis zur Basis der Epithelzellen verfolgt werden. Obgleich es Fusari gelang die Langerhans'schen Zellen zu sehen, so konnte er dennoch nicht ihren Zusammenhang mit den Nerven feststellen. Schliesslich giebt Fusari eine recht genaue Be-

[1]) R. Fusari, Beiträge zum Studium des peripheren Nervensystems von Amphioxus lanceol. Internationale Monatsschrift für Anat. und Physiol. Bd. VI, 1889.

schreibung der Körperchen von Quatrefages, welche längs den Ästen des ersten und zweiten Spinalnervenpaares angeordnet sind und seiner Beobachtung nach, Gruppen von Nervenzellen darstellen, welche von einer Hülle — der Fortsetzung der Hülle der Nervenästchen — umgeben sind. Die Innenfläche der Hülle ist mit Endothelzellen ausgekleidet; die Nervenfasern dringen in diese Körperchen ein und verbinden sich mit den Nervenzellen. Vom periphergerichteten Teil gehen 1—3 Ästchen ab, welche desgleichen mit den Nervenzellen in Verbindung stehen und unter dem Epithel endigen oder aber sie »können in ihrem letzten Verlaufe andere ähnliche kleinere Körper enthalten und so anderen Nervenfasern zum Ursprung dienen«.

Im Jahre 1898 erschienen kurz auf einanderfolgend eine ausführliche Monographie von Heymans und v. d. Stricht, über das periphere und cerebrale Nervensystem beim Amphioxus und die Arbeit von Retzius, eine Ergänzung seiner ersten Arbeit.

Heymans und van der Stricht[1]) wandten bei ihren Untersuchungen des Nervensystems vom Amphioxus sowohl die Methylenblau- als auch die Golgi-Methode an; beide Verfahren ergaben jedoch, soweit es nach der Arbeit beurteilt werden kann, nur sehr geringe Resultate hinsichtlich der peripheren Nerven. Wie Retzius, so konnten auch sie die letzten Endverzweigungen der sensiblen Nerven in der Haut nicht feststellen; sie weisen darauf hin, dass die von Langerhans beschriebenen sogenannten Sinneszellen blos zusammengedrückte und veränderte Cylinderzellen darstellen und keine Beziehungen zu den Nerven haben.

[1]) Heymans et van der Stricht. Sur le système nerveux de l'Amphioxus et en particulier sur la constitution et la genése des racines sensibles. Mémoires couronnés et mémoires de savants étrangers publiés par l'Académie Royale de sciences de lettres et de beaux-arts de Belgique. T. LVI, fasc. 3, 1898.

In der Frage über das Vorhandensein irgendwelcher Analoga der Spinalganglien stimmen Heymans und v. d. Stricht den Beobachtungen von Retzius bei, dass denselben besondere sensible, im Rückenmark selber gelagerte Zellen entsprechen.

Die zweite Untersuchung von Retzius[1]) über die Endigungsweise der sensiblen Nerven beim Amphioxus ergab wiederum ein negatives Resultat, d. h. Retzius nahm wahr, dass die feinsten Nervenfibrillen in Verzweigungen endigen, welche an der Basis der Epithelzellen der Haut gelegen sind. In den Epithelknospen der die Mundöffnung umgebenden Tentakeln sah Retzius desgleichen nur, dass die Epithelzellen, welche diese Knospen zusammensetzen, in derselben Beziehung zu den Nerven stehen, wie die Elemente der Geschmacks- und Endknospen der höheren Wirbeltiere, dass nämlich die feinen centralen Fortsätze der Epithelzellen mit kleinen Fussstücken endigen. Seine Betrachtungen über die Frage ob der Amphioxus periphere Nervenzellen besitzt, beschliesst Retzius folgendermafsen: »Bis jetzt habe ich in der That mit den neuen Färbungsmethoden bei Amphioxus keine wahren peripherischen Sinnesnervenzellen, d. h. Zellen entdecken können, von denen Nervenfasern entspringen« (pag. 120).

Bei der Zusammenstellung der in der letzten Zeit mit Hülfe der neuen Färbungsmethoden gemachten Untersuchungen erweist sich somit, dass sämtliche Forscher mit Ausnahme von Hatschek auf das Nichtvorhandensein sowohl von Analoga der Spinalganglien als auch von peripheren Nervenzellen (Sinneszellen) hinweisen.

In Anbetracht dessen wandte ich bei meinen Untersuchungen mein Augenmerk zunächst der Endigungsweise der sensiblen Nerven zu, nebenbei habe ich mich bemüht die Verteilung der

[1]) G. Retzius, Die Methylenblaufärbung bei den lebenden Amphioxus. Biolog. Untersuchungen, N. F., VIII, 1898.

Nerven und ihr Verhalten zu den Kiemen, zu dem queren Bauchmuskel u. s. w. genauer festzustellen, gleichzeitig studierte ich auch die motorischen Wurzeln und das Centralnervensystem.

Für die Nervenfärbung benutzte ich die Methode von Golgi, von Apathy und das Methylenblauverfahren; jede dieser Methoden gab mir ein gewisses Material für die Lösung der gestellten Aufgabe. Das Methylenblau und das Silber erwiesen sich dabei als die brauchbarsten Mittel, ersteres für die Färbung des peripheren, letzteres für die Imprägnation des centralen Nervensystems.

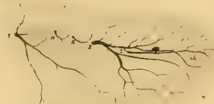
Untersuchungsmethode. Um eine Nervenfärbung zu erzielen, brachte ich lebende Tiere in Seewasser, dem ich Methylenblau in Substanz oder in 1 prozentiger Lösung soviel zusetzte, dass es eine schwach blaue Farbe annahm. Da nach dem Zufügen von Methylenblau sich im Wasser blaue oder violette nadelförmige Krystalle bilden, welche die Färbung hindern, so filtrierte ich dasselbe zuerst ehe ich die Tiere hineinsetzte. In einem derartigen Wasser fühlen sich die Tiere recht wohl und leben darin mehrere Tage. In gewissen Zwischenräumen wurde das eine oder das andere Exemplar aus dem Wasser herausgenommen, auf einen Objektträger gebracht und bei schwachen Vergrösserungen untersucht; es erwies sich dabei, dass die sensiblen Nerven sich bereits nach 20—40 Minuten mehr oder weniger intensiv färben. Die Färbung der motorischen Nerven und der Elemente des Centralnervensystems erfolgte bedeutend später — nach einem 1—$1^1/_2$ stündigen Aufenthalt der Tiere im gefärbten Wasser. Bei den aus dem Wasser genommenen Amphioxus erscheinen die Nerven, soweit ich habe wahrnehmen können, zunächst schwach gefärbt; die Tinktion wurde vollständiger und intensiver, nachdem die Tiere einige Zeit auf dem Objektträger gelegen hatten; nach Verlauf einer gewissen Zeit erreichte die Färbung das Maximum der


Fig. 8a.


Fig. 20.


Fig. 8b.


Fig. 27.


Fig. 9.

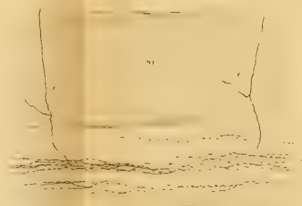

Fig. 36.


Fig. 10.


Fig. 21.

Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden. Lichtdruck von C. G. Roder, Leipzig.

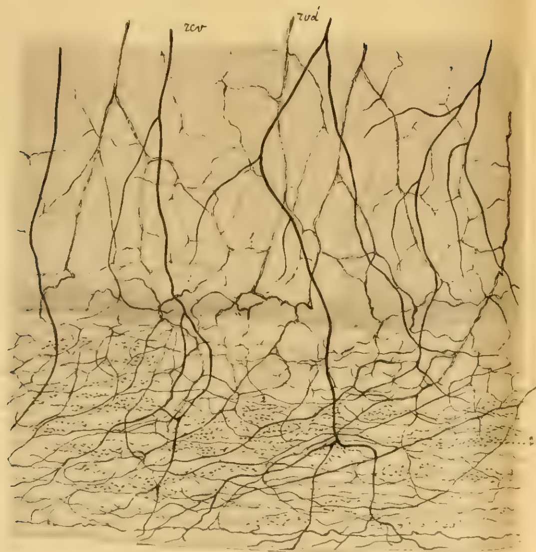


Fig. 14.

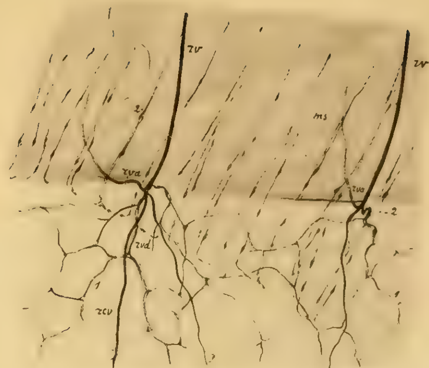


Fig. 16.

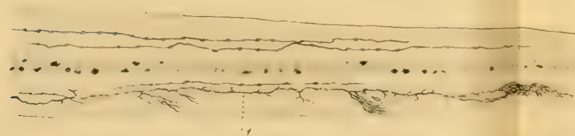


Fig. 30.

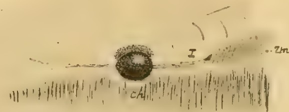


Fig. 20.

Intensität, worauf allmählich ein Ablassen erfolgte; um nun eine ausreichende Nerventinktion zu erhalten, muss der richtige Augenblick der intensivsten Färbung abgepasst und das Tier alsdann sofort in die Fixierflüssigkeit übertragen werden. Es gelingt jedoch nicht immer diesen Zeitpunkt zu treffen, da der Beobachter gewöhnlich in der Hoffnung eine vollkommenere Tinktion zu erhalten, das Tier länger als nötig auf dem Objektglase hält, oder aber aus Furcht eines Schwundes der Färbung die Fixierung zu früh vornimmt. Nach meinen Beobachtungen tritt das Ablassen der sensiblen Nerven rascher als dasjenige der motorischen und der Nervenzellen ein, infolge dessen darauf verzichtet werden muss, eine gleich vollständige Färbung der einen und der anderen in demselben Präparat zu erhalten.

Ausser diesem Verfahren wandte ich noch ein anderes an, welches sich besonders günstig in den Fällen erwies, wenn eine Färbung der Nervenzellen erzielt werden sollte. Lebende Amphioxus wurden zu dem Zweck für mehrere ($1^1/_2$—2—3) Stunden in eine Schale mit einer schwachen Methylenblaulösung in physiologischer Kochsalzlösung eingelegt; alsdann auf breite Objektgläser übertragen und von Zeit zu Zeit unter dem Mikroskop bei schwacher Vergrösserung untersucht. Sobald die Nervenelemente genügend gefärbt erschienen, erfolgte die Fixierung nach einem der weiter unten angeführten Verfahren. Die Oberfläche der auf dem Objektträger liegenden Tiere muss immer wieder mit denselben schwachen Farbstofflösungen befeuchtet werden, widrigenfalls sich auf der eintrocknenden Hautoberfläche blaue nadelförmige Krystalle bilden, welche die Untersuchung hindern. In der genannten Methylenblaulösung sterben die Tiere recht bald ab und weisen zur Zeit der Fixierung nur schwache Lebenszeichen auf, was jedoch durchaus nicht die Nervenfärbung hindert, wenn dieselbe nur nicht zu lange ausgedehnt wird. Bei der Anwendung des einen oder des anderen Verfahrens muss jedoch im Auge behalten werden, dass die

Tinktion der Nerven nur auf derjenigen Körperseite des Tieres genügend intensiv ist, welche dem Objektglase nicht aufliegt; auf der anderen Seite erscheinen die Nerven bedeutend blasser; dementsprechend müssen die fixierten Präparate dermafsen auf den Objektträger gelegt werden, dass die Seite mit den gefärbten Nerven dem Beobachter zugekehrt ist.

Für die Fixierung der Präparate benutzte ich gewöhnlich eine gesättigte wässrige Lösung von pikrinsaurem Ammonium und das von mir abgeänderte Verfahren von Bethe. In ersterer Lösung verblieben die Tiere gewöhnlich 2—3 Stunden, worauf sie in eine Schale mit einem Gemisch von Ammoniumpikrat und Glycerin zu gleichen Teilen eingelegt und alsdann nach weiteren 10—12 Stunden auf ein Objektglas in mehrere Tropfen desselben Gemisches übergeführt wurden. Dieses Verfahren erwies sich jedoch wenig geeignet für die Klarlegung des Verhaltens der Nerven zu dem Oberflächenepithel, da die Ammoniumpikratlösung das Epithel maceriert und dasselbe sich leicht ablöst. In Folge dessen fügte ich in denjenigen Fällen, wenn das Epithel erhalten werden sollte, der pikrinsauren Ammoniumlösung Osmiumsäure hinzu (auf 50 ccm der ersteren 1 Tropfen einer 1 prozentigen Osmiumlösung) oder aber ich wandte das Verfahren von Bethe an. Das letztere änderte ich in verschiedener Weise ab, je nachdem welche Resultate erzielt werden sollten. Zwecks Erhaltung des Oberflächenepithels insbesondere der Epithelknospen auf den Tentakeln, verfuhr ich folgendermafsen: ich brachte den lebenden Amphioxus nach Färbung der Nerven in 20—30 ccm einer 5 prozentigen Lösung von Ammoniummolybdat, der ein kleiner Tropfen einer 1 prozentigen Osmiumsäurelösung zugefügt war; nach einigen Sekunden erfolgte gewöhnlich der Tod des Tieres, wobei sich die Tentakeln ausdehnten und streckten. Nach 15—20 Minuten wurde das Tier $^1/_2$ Stunde lang in destilliertem Wasser ausgewaschen, für circa 20 Minuten in Alkohol übertragen, in Bergamottöl und Xylol

aufgehellt und in Damarxylol eingeschlossen. Für das Studium des Verhaltens der Nerven zu den Epithelknospen und dem Hautepithel überhaupt ist es am besten, dem Tiere vor der Überführung in den Alkohol entweder den Kopf oder den Rand der Mundhöhle mit den Tentakeln abzuschneiden und diesen nach der obenangeführten Bearbeitung getrennt vom Rumpf einzuschliessen, um möglichst dünne Präparate zu erhalten, die auch der Beobachtung mit starken Vergrösserungen zugänglich sein können, denn die Tiere müssen in toto untersucht werden, da Schnitte nach dieser Bearbeitung nur schwer angefertigt werden können und wenig instruktive Bilder geben. Werden die Präparate in einer Lösung von molybdänsaurem Ammonium ohne Zusatz von Osmiumsäure fixiert, so löst sich das Epithel ebenso leicht wie bei der Einwirkung von pikrinsaurem Ammonium.

Sollte das Präparat stark aufgehellt werden, um den Verlauf und die Endigungen der motorischen Nerven oder dergl. klar sehen zu können, so nahm ich nicht selten Zuflucht zum combinierten Fixierungsverfahren. Das Tier wurde zu dem Zweck zunächst in der obenangeführten Weise in Ammoniumpikrat fixiert, alsdann in das Gemisch des letzteren mit Glycerin übergeführt, darauf jedoch nach 3—5 Tagen für 2—3 Stunden in eine 5 prozentige Lösung von molybdänsaurem Ammonium übertragen, in Wasser ausgespült, in Alkohol gehärtet u. s. w., und schliesslich in Xylol-Damarlack eingeschlossen.

Die Methode von Golgi giebt hinsichtlich der Färbung der peripheren Nerven beim Amphioxus nur recht mittelmäfsige Resultate, in seltenen Fällen erscheinen die Verzweigungen der sensiblen Nerven im Kiemenkorb und die motorischen Nerven gefärbt. In einigen Fällen werden jedoch mit diesem Verfahren sehr gute Präparate der Elemente des centralen Nervensystems erhalten.

Schliesslich versuchte ich auch die Anwendung des Ver-

fahrens von Apathy, ungeachtet jedoch der genauen Befolgung aller Angaben dieses Forschers erhielt ich schlechte Resultate. Möglicherweise liegt die Schuld in diesem Falle an dem Objekt selber, welches überhaupt sich wenig für eine Anfertigung von Schnitten sowie eine weitere Behandlung derselben eignet. Ich versuchte daher für die Färbung der peripheren Nerven die gewöhnlichen Verfahren der Vergoldung (mit Citronensaft und mit Ameisensäure). Im Falle eines Gelingens der Färbung nach einem der erwähnten Verfahren lässt sich das Verhalten der Nerven zu dem Hautepithel sowie zum queren Bauchmuskel erkennen.

Bei Anwendung aller angeführten einander ergänzenden Verfahren der Nervenfärbung, lässt sich vieles in Betreff des Nervensystems vom Amphioxus klarlegen. Soviel ich mich jedoch habe überzeugen können, sind als die besten Verfahren diejenigen von Ehrlich und von Golgi anzuerkennen, das erstere für die Färbung der sensiblen und motorischen Nerven, das letztere für das Studium des Centralnervensystems.

I. Dorsale (sensible) Nerven (Figg. 1, 2, 3, 4, 5). Dieselben entspringen, wie bekannt, vom dorsalen Rückenmarksteil, vermittelst zweier Wurzeln; ihre Zahl schwankt nach meinen Beobachtungen zwischen 62—64, wobei die Wurzeln der einen Seite mit denen der anderen abwechseln. Jede Wurzel steigt mehr oder weniger senkrecht nach oben hinauf uud teilt sich im Winkel des bindegewebigen Myoseptums kurz vor seinem Austritt aus demselben in zwei Äste, einen dünnen — dorsalen (R. dorsalis) und einen dicken — ventralen (R. ventralis). Bei weitem nicht alle dorsalen Wurzeln entspringen jedoch bei einem und demselben Amphioxusexemplar in der soeben angegebenen Weise; nicht selten treten die dorsalen und ventralen Äste einiger, sogar vieler Wurzeln einzeln, neben einander gelagert, aus dem Rückenmark heraus, oder die Teilung der Wurzel in ihre zwei Äste erfolgt unmittelbar nach dem Austritt aus dem

Rückenmark, oder endlich dieselbe geht in verschiedener Entfernung von letzterem, zwischen ihm und der Austrittsstelle aus dem Myoseptum vor sich (Figg. 4, 5).

Die dorsalen Äste teilen sich gewöhnlich nach einem kurzen Verlauf nach oben, gegen die Rückenflosse hin, gabelförmig in 2—3 Ästchen die sogenannten R. cutanei dorsales, von denen jedes sich wiederum alsbald in mehrere wiederholt sich verzweigende Ästchen teilt. Die Verzweigungen der dorsalen Ästchen endigen, wie weiter unten gezeigt werden soll, in der Rückenhaut des Amphioxus. Ausser diesen Hautnerven giebt es noch ähnliche, jedoch nicht von den dorsalen, sondern von den ventralen Ästen, da wo diese nach dem Austritt aus dem Myoseptum, einen Bogen beschreibend, sich nach unten begeben, abstammende Ästchen. Von der convexen Seite der Bogen sondern sich gewöhnlich 1—2 dicke Ästchen ab, welche sich desgleichen in der Rückenhaut verzweigen.

Die ventralen Äste (Figg. 1, 2 und 3) sind bedeutend dicker als die dorsalen, bilden sofort nach dem Austritt aus dem Myoseptum einen Bogen, ziehen nach vorn und unten (die ersten Nervenpaare von dem dritten oder vierten an) und begeben sich darauf nach einer nochmaligen Bogenbildung weiter nach hinten und unten (angefangen vom dritten oder vierten bis zum siebenten bis achten Nervenpaar), oder fast senkrecht nach unten (die mittleren Paare) oder endlich verlaufen nach der Bogenbildung nach unten und hinten (die hinteren Paare); die letzten zwei bis drei Nervenpaare ziehen unmittelbar nach unten und hinten.

Das I. und II. Nervenpaar verzweigt sich ausschliesslich in der Haut des Rostrums und muss daher den rein sensiblen Nerven zugerechnet werden.

Das I. Nervenpaar (Figg. 6. 7, 8, 9, 26) hat gewöhnlich das Aussehen relativ dünner Stämmchen, welche vom vorderen Ende des Rückenmarks entspringen. Die Stämmchen verlaufen

in fast vollkommen gerader Richtung nach vorn zum Ende des Rostrums, geben dabei nach oben und nach unten feine, sich vielfach teilende Ästchen ab und zerfallen schliesslich selbst in mehrere Zweige; sämtliche Äste werden unter allmählicher Teilung dünner und erreichen die oberflächlichste Hautschicht. Das Verbreitungsgebiet diese Äste ist ausschliesslich die Haut des Rostrumendes. Bisweilen sind die beiderseitigen Nervenstämmchen oder aber nur dasjenige einer Seite stark entwickelt und von beträchtlicher Dicke, dieselben teilen sich nach einem kurzen Verlauf nach vorn hin zunächst gabelförmig in zwei Äste; von diesen verläuft der eine gerade nach vorn, der andere nach vorn unten zum Rostrumende, woselbst ein jeder von ihnen allmählich in eine grosse Anzahl feiner Ästchen zerfällt (Fig. 60). In derartigen Fällen ist das Verbreitungsgebiet der Stämmchen nicht nur auf das Rostrumende beschränkt, sondern erstreckt sich auch auf die benachbarten oberen und unteren Hautregionen.

Das II. Nervenpaar (Figg. 6, 7, 8, 9) ist bedeutend stärker entwickelt als das I.; seine Verzweigungen versorgen die übrige Haut des Rostrums und müssen deswegen den für die Innervation des Rostrums, ausschliesslich seines Endes, bestimmten Nerven zugerechnet werden. Nach dem Austritt aus dem Myoseptum erscheint der entsprechende Nerv in Gestalt eines dicken Stammes, welcher sich alsbald oder nach einem mehr oder weniger kurzen Verlauf, gabelförmig in zwei dicke Äste teilt; von diesen zieht der eine nach vorn und etwas nach oben, der andere nach vorn und unten, wobei beide alsbald in mehrere dünnere Äste zerfallen. Letztere teilen sich allmählich dichotomisch in eine grosse Anzahl feiner Ästchen, welche sich zur oberflächlichen Schicht des oberen und unteren Randes, sowie zu den Seitenteilen des Rostrums begeben. Bisweilen geht vom Anfangsteil dieses Nervenpaares, im Falle dasselbe stark entwickelt ist, ein Ast nach unten ab, welcher sich nach kurzem

Verlauf, wiederum in zwei Ästchen teilt; das eine von diesen begiebt sich zum unteren hinteren Rande des Rostrums, das andere zerfällt vorher in einige feine Zweige, welche zum Mundrande verlaufen. In anderen Fällen zieht einer dieser letzteren Zweige zum hintersten Rostrumabschnitt, während die übrigen den Mundrand in der Höhe des ersten Tentakels erreichen und an der Bildung des äusseren Nervengeflechtes teilnehmen.

Vor der Teilung des Hauptstammes sondern sich von demselben gewöhnlich 1—2—3 dorsale Ästchen ab; dieselben steigen mehr oder weniger senkrecht nach oben hinauf und zerfallen in mehrere feine Ästchen. Die Verzweigungen der vorderen dorsalen Ästchen erreichen die Haut des oberen Randes des hinteren Rostrumteils: die Verzweigungen der hinteren Ästchen sind in der Haut der Rückenflosse gelagert.

In der Mehrzahl der Fälle beteiligen sich jedoch an der Innervation des Rostrums nicht nur das I. und II. Nervenpaar, sondern auch Äste des III. Paares. Diese Ästchen entspringen, nach meinen Beobachtungen, von dem III. Nervenpaar, dort wo dasselbe am unteren Rande der seitlichen Rumpfmuskeln sich in mehrere Äste teilt (Fig. 1 und 6d), die einen von diesen biegen nach innen um und beteiligten sich an der Innervation des Ringmuskels des Mundes, der Tentakeln u. dergl., die anderen ziehen zu der Haut der unteren Ränder und der der Mundhöhle benachbarten Seitenteile des Rostrums. Im Rostrum verzweigen sich somit das I. und II. und einige Äste des III. sensiblen Nervenpaares.

Von dem beschriebenen Verhalten des I., II. und III. Nervenpaares zu dem Rostrum habe ich häufig mannigfaltige Abweichungen wahrnehmen können, welche entweder die beiderseitigen Nerven betrafen oder jedoch häufiger nur auf der einen Körperseite des Tieres beobachtet wurden. Nicht selten ist z. B. das II. Nervenpaar schwach entwickelt; die Verzweigungen desselben versorgen alsdann mit denjenigen des I. Paares blos den

oberen und vordersten Teil des Rostrums (Fig. 6 b). In diesen Fällen innervieren die Äste des III. Paares den unteren Teil des Rostrums. Gewöhnlich giebt dabei der III. Nerv nach seinem Austritt aus dem Myoseptum 2—4 dorsale Ästchen zur Rückenflosse ab, worauf er alsbald in 2—3 dicke Äste zerfällt; die letzteren ziehen nach vorn und unten, teilen sich allmählich in zahlreiche Ästchen und verzweigen sich schliesslich im angegebenen Teil des Rostrums. Recht häufig war im Gegenteil das II. Nervenpaar dermafsen stark entwickelt, dass seine Verzweigungen das ganze Rostrum mit Ausnahme dessen vordersten Abschnittes versorgten (Fig. 6 c); der untere hintere Abschnitt des Rostrums erhielt ausserdem bisweilen noch einige Ästchen des III. Paares (Fig. 6 d). In einigen selteneren Fällen stellte das III. Nervenpaar nur dünne Stämmchen dar, die nach dem Austritt aus dem Myoseptum sich sofort in 3—4 dorsale Ästchen teilten (Fig. 7); diese verzweigten sich ausschliesslich in der Haut der Rückenflosse; die ventralen Äste fehlten (Fig. 7). Die Haut des unteren hinteren Rostrumabschnittes wurde in diesen Fällen von Zweigen des IV. Paares versorgt. Nach dem Austritt aus dem Myoseptum gaben dabei die Nervenstämmchen des letzteren Paares zunächst 2—3 dorsale Äste ab; die ventralen Äste teilen sich alsbald in zwei Zweige, von denen der dicke vordere nach vorn und unten zieht und sich in der Haut des unteren hinteren Rostrumteils verzweigt; eine oder zwei dieser Verzweigungen verliefen bisweilen nach hinten und zerfielen in der Wand der Mundhöhle in feine Ästchen (Fig. 7). Das III. Nervenpaar erschien nicht selten als zwei feine Stämmchen, welche nach dem Austritt aus dem Myoseptum 2—3 dorsale Ästchen abgaben; der feine ventrale Ast begab sich in diesen Fällen nach vorn und unten und zerfiel noch vor dem Rostrum in mehrere Hautästchen (Fig 8 a und 8 b); an der Innervation des unteren hinteren Rostrumabschnitts beteiligte sich hierbei ein Zweig des IV. Nervenpaares oder aber

Zweige des stark entwickelten II. Paares. In seltenen Fällen endlich habe ich an meinen Präparaten beobachten können, dass die Rostrumhaut einen Teil der Nerven von Zweigen des V. Paares erhielt (Fig. 9). Das II. Paar war hierbei stark entwickelt, das III. und IV. Paar wurde von dünnen Stämmchen gebildet; das III. Paar begab sich nach dem Austritt aus dem Myoseptum nach oben und verzweigte sich, wie ein dorsaler Ast in der Flossenhaut; das IV. Paar war desgleichen schwach entwickelt und teilte sich nach dem Austritt aus dem Myoseptum in 1--2 dorsale und einen dünnen ventralen Ast. Die ersteren verzweigten sich in der Flossenhaut, der letztere zog nach vorn und unten gegen das Rostrum hin, erreichte jedoch gewöhnlich dasselbe nicht, sondern zerfiel in mehrere feine, für die Haut des vorderen Rumpfabschnittes bestimmte Ästchen (Fig. 9). Der Nervenstamm des V. Paares teilte sich alsbald nach Abgabe 3—4 dorsaler Ästchen in 2 dicke Zweige, von denen der eine nach vorn hin zog und in der Haut des hinteren unteren Rostrumteils in einzelne Ästchen zerfiel; der andere Zweig verlief nach unten und hinten zur Wand der Mundhöhle; von ihm zogen nicht selten 2—3 feine Ästchen zum Rostrum.

Aus der gegebenen Beschreibung der Nervenverteilung im Rostrum ist ersichtlich, dass an der Innervation desselben ausser dem I. und II. Nervenpaare und Ästchen des III. Paares sich auch das gesamte III. Paar und Teile des IV. oder V. sensiblen Nervenpaares beteiligen können.

Sämtliche, das Rostrum versorgende aus der Teilung der Nervenstämme hervorgegangene Ästchen verflechten sich untereinander in der oberflächlichsten Hautschicht und bilden unmittelbar unter der Glasschicht der Haut ein dichtes Geflecht; die dickeren Ästchen anastomosieren ausserdem während ihres Verlaufs zur Haut mit einander.

Das III., IV., V. . . . . VIII. Nervenpaar (Fig. 1) versorgen mit ihren Verzweigungen den vorderen, auf das Rostrum

folgenden Teil des Rumpfes, einen Teil der Rückenflosse und die Wand der Mundhöhle mit den Tentakeln. Die dorsalen, besonders jedoch die ventralen Äste dieser Nerven sind dicker als die entsprechenden Äste sämtlicher übrigen Nerven. Die grösste Mächtigkeit weisen gewöhnlich der IV., V. und VI. Nerv auf.

Die dorsalen Äste offenbaren den allgemeinen Charakter aller entsprechenden Äste; sie verzweigen sich in der Haut der Rückenflosse und des Rückens und gehören sämtliche den sensiblen Nerven an.

Die ventralen Äste (Fig. 1) enthalten sowohl sensible als auch motorische Nervenfasern; jeder Ast bildet nach dem Austritt aus dem entsprechenden Myoseptum einen mehr oder weniger stark gewölbten Bogen, dessen Convexität nach vorn gerichtet ist; am meisten convex gebogen erscheinen gewöhnlich die Äste des III., IV., V. und teilweise des VI. Nervenpaares. Die genannten Äste teilen sich in mehr oder wenigerer weiter Entfernung von der Austrittsstelle gabelförmig in zwei dicke und ebenso gebogene Zweige, welche längs den Seiten des Rumpfes entweder nach unten und etwas nach hinten — beim III., IV. und V. Nervenpaar — oder fast senkrecht nach unten (bisweilen auch nach vorne und unten) — beim VI., VII. und VIII. Nervenpaar — bis zum unteren Rande der seitlichen Rumpfmuskeln ziehen. Auf diesem Verlauf sondern sich von den erwähnten Nervenästen unter verschiedenen Winkeln einerseits kurze sich in den entsprechenden Hautteilen verästelnde Zweige andererseits recht lange mit den Hauptästen bis zum unteren Rande der Rumpfmuskeln verlaufende ab; an dem Muskelrande zerfallen die Hauptäste in der Regel in 2—3—4 Ästchen verschiedener Dicke, welche von rechts nach links in die Mundhöhlenwand eintreten. Einige der letzteren sind, soviel ich habe wahrnehmen können, oberflächlich an der äusseren Fläche der Mundhöhlenwand gelegen, andere und zwar dickere

Ästchen verlaufen im Gegenteil tiefer, näher zur inneren Fläche der letzteren. Sämtliche Ästchen ziehen jedoch nach vorn und unten zum Rande der Mundhöhle, wobei sie sich mehrfach teilen. Die auf diese Weise entstandenen verschieden dicken Nervenästchen verlaufen teilweise zum Mundrande, teilweise jedoch anastomosieren sie untereinander und bilden somit in der Mundhöhlenwand ein weitmaschiges Nervengeflecht. Die oberflächlichen sowie die dickeren tiefen Ästchen erreichen den Rand der Mundhöhle, zerfallen daselbst in eine grosse Anzahl verhältnismäfsig dicker Ästchen sowie feiner varicöser Fäden und bilden längs dem ganzen Mundrande zwei recht dichte Nervengeflechte — ein äusseres und ein inneres, das erstere ist an der äusseren (Fig. 1 und 10), das andere an der inneren Oberfläche des Randes der Mundöffnung (Fig 1 und 11) angeordnet, wobei jedoch beide Geflechte untereinander vermittelst Anastomosen verbunden sind und gleichsam zwei unvollständige Nervenringe bilden (Fig. 1). An der Bildung des äusseren Geflechtes beteiligen sich hauptsächlich feine oberflächliche Ästchen der oben erwähnten Nervenpaare, an der Bildung des inneren tiefe, dicke Ästchen derselben. Das zweite Geflecht ist zuerst von Fusari beschrieben worden und als »inneres Netz« bezeichnet worden. Die Maschen beider Geflechte sind eng von unregelmäfsig vieleckiger Form; die von jedem Geflecht eingenommene Hautzone entspricht ungefähr dem Raum zwischen den Basen der Skelettteile in den Tentakeln und dem freien Mundrande. Zwischen den Randnervengeflechten ist ein zirkulärer Muskel, der Ringmuskel des Mundes gelagert Von jedem Randgeflecht gehen Nervenästchen ab, welche in die Haut der Tentakel eindringen; entsprechend der Grössenzunahme der letzteren, d. h. in der Richtung von vorn nach hinten, nehmen auch die Nervenästchen an Mächtigkeit und Länge zu (Figg. 1, 10, 11, 12). Vom äusseren Geflecht verlaufen zu den Tentakeln weit mehr Ästchen, als von dem inneren, doch sind dieselben

dünner als die Ästchen des inneren Geflechts. In den Tentakeln verlaufen die letzteren bis zu deren Spitzen und geben auf diesem Verlauf eine grosse Anzahl kurzer Seitenästchen ab, welche nach abermaliger Teilung sich untereinander verflechten und in der dünnen Hautschicht der Tentakel ein engmaschiges Geflecht bilden (Figg. 10, 12). Von den Randgeflechten, besonders von dem äusseren entpringen ausserdem noch feine Äste zu dem Ringmuskel des Mundes; hier zerfallen dieselben wie aus der Fig. 11 ersichtlich in eine Menge mehr oder weniger dünner varicöser Fäden, welche ein neues engmaschiges Geflecht bilden. Dieses ist gleichwie der von ihm umsponnene Muskel zwischen dem äusseren und inneren Randgeflecht gelagert und kann somit Zwischengeflecht genannt werden. Das innere Randgeflecht sowie dasjenige des Muskels habe ich besonders deutlich in den Fällen wahrnehmen können, wenn die eine Seite (die rechte oder linke) der Mundhöhlenwand vermittelst einer Scheere entfernt worden war.

Bei der Betrachtung des Amphioxus von der linken Seite, auf welcher, wie oben erwähnt, die Nervenstämmchen des III., IV., V. und teilweise auch des VI. Paares bedeutend stärker entwickelt sind, als auf der rechten Seite und eine beträchtliche Dicke erreichen können, lässt sich leicht folgendes wahrnehmen. Erstens teilt sich der ventrale Ast des III. Nerven am unteren Rande der Seitenmuskeln gabelförmig in zwei dicke Äste; der eine vordere Ast biegt häufig nach vorheriger Abgabe 2 bis 3 Ästchen zum Rostrum und zum äusseren Geflecht bogenförmig um den Rand des Muskels herum, begiebt sich dabei mehr an der Innenfläche der Mundhöhlenwand gelagert auf die rechte Hälfte derselben und senkt sich alsdann schräg zum Rand der Mundöffnung herab. Hier sondert sich von dem genannten Aste ein Ästchen ab, welches die Basis des ersten Tentakels erreicht und von hier aus an dem rechten Mundhöhlenrande längs den Basen der Tentakelskelettteile verläuft, während

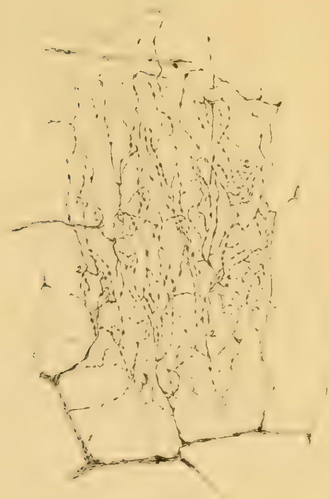
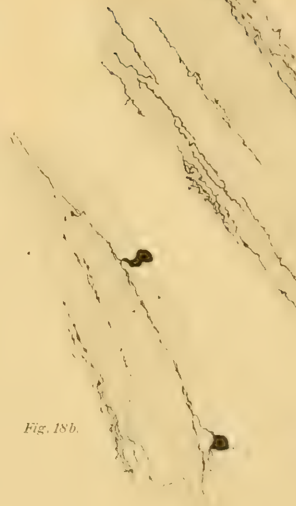

Fig. 17


Fig. 17a.


Fig. 18a.


Fig. 17b


Fig. 18b.

Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden

Lichtdruck von C. G. Röder, Leipzig.

der Ast selber nach hinten und unten zieht (Fig. 1). An der Basis des 4., 5. oder 6. Tentakels vereinigt sich der letztere mit dem soeben beschriebenen Ästchen und verläuft an dem rechten Mundrande, wobei er ungefähr in der Höhe des von dem basalen Skelettteilen der Tentakeln gebildeten Ringes gelagert ist. Der andere hintere Ast dringt in die tiefe Schicht der linken Mundhöhlenwand, zieht nach hinten und unten, erreicht die Basis des 2. Tentakels, erstreckt sich darauf, in einer Höhe mit dem oben beschriebenen Ästchen gelagert, längs dem linken Rande der Mundhöhle und geht allmählich auf den rechten Rand herüber, wo er mit dem erwähnten Ast der rechten Seite zusammentrifft und sich demselben zugesellt (Fig. 1). Auf den Verlauf dieser Äste des III. linken Nerven an dem Randteil der Mundhöhle gesellen sich zu denselben allmählich unter spitzem Winkel Ästchen, welche aus der Teilung der ventralen Äste des IV., V., VI., VII. bisweilen auch des VIII. Nerven der rechten und linken Seite hervorgegangen sind, sowie ebensolche Ästchen des III. Nervenpaares. Die genannten Ästchen teilen sich gewöhnlich bevor sie sich den erwähnten Ästen des III. Paares beigesellen gabelförmig in 2 oder 3 Zweige. Längs dem gesamten Rande der Mundöffnung wird auf diese Weise ein geschlossener Nervenring oder richtiger ein Geflecht gebildet, welches eine schmale Zone im Gebiet der Basen des Tentakelskeletts einnimmt; dasselbe besteht aus relativ dicken Ästen.

Von diesem Nervenring oder -geflecht gehen Ästchen ab, welche das bereits oben beschriebene Randgeflecht bilden. Dieses unterscheidet sich von dem äusseren Geflecht hauptsächlich dadurch, dass es gleichsam in eine gewisse Anzahl von Abschnitte geteilt ist, wobei jeder Abschnitt (Fig. 1 und 11) zwischen der Basis des Skeletts eines Tentakels und den Verlängerungen dieses und der mit ihm benachbarten Basis, sowie dem entsprechenden Randteil der Mundhöhle gelagert ist. Die Maschen dieses Geflechts sind mehr oder weniger parallel der

Längsaxe der Skelettteile der Tentakeln ausgezogen; das Geflecht besteht aus Ästchen verschiedener Dicke, den dickeren von ihnen sind flache, kernhaltige Zellen angelagert. Vermittelst einer geringen Zahl von Anastomosen vereinigen sich die einzelnen Abschnitte des inneren Randgeflechtes miteinander, so dass de facto die einzelnen Abschnitte ein Geflecht bilden.

Zum Randteil der rechten Mundhöhlenwand gehen nicht selten zwecks Bildung des inneren Nervengeflechtes Äste des III. und IV. spinalen Nervenpaares oder aber vorwiegend Äste des IV. Paares. Im ersteren Fall teilt sich das III. Nervenpaar bald nach dem Austritt aus dem Myoseptum gabelförmig in 2 Äste — einen vorderen und einen hinteren. Der vordere Ast zieht nach vorn und unten und teilt sich unterhalb des unteren Randes des Rumpfmuskels in zwei Zweige, von denen der eine sich in der Haut des unteren hinteren Rostrumabschnittes verzweigt, während der andere tiefe zum linken Mundhöhlenrande verläuft. Der zweite hintere Ast des III. Nervenpaares teilt sich in der Nähe des unteren Randes des Rumpfmuskels in einen oberflächlichen und einen tiefen Zweig; der erstere dünnere verläuft nach unten zum linken Mundhöhlenrande und gesellt sich dem oben beschriebenen ähnlichen Ästchen zu, der zweite dicke und tiefe Zweig biegt um den linken Rand der Rumpfmuskeln, woselbst er mit dem vorderen Ast des IV. Paares zusammentrifft und sich mit demselben zu einem dicken Ast vereinigt; alsdann zieht derselbe auf die rechte Seite der Mundöffnung, senkt sich allmählich schräg zu dem Rande der letzteren hinab und teilt sich bisweilen auf seinem Verlauf gabelförmig; nachdem jedoch die auf diese Weise entstandenen Teiläste die Basen der Tentakelskelettteile auf der Höhe des 3., 4. oder 5. Tentakels erreicht haben, vereinigen sie sich wiederum zu einem Ast, welcher den rechten Rand der Mundöffnung umgiebt. Auf der Höhe der erwähnten Tentakel sondert sich von diesem Ast gewöhnlich ein feines Ästchen ab, welches

längs dem rechten Rand nach vorn verläuft und an der Basis des ersten Tentakels auf den linken Rand hinüberzieht, wo es sich mit einem der tiefen Ästchen des III. linken Paares verbindet.

Das IV. Paar teilt sich am Rande der Seitenmuskeln in zwei dicke Äste, von denen der eine (vordere), wie bereits oben erwähnt, sich mit dem hinteren Ast des III. Paares vereinigt, während der andere zum Velum zieht; von letzterem sondert sich gewöhnlich ein Ästchen ab, welches an der Bildung des linken Nervenringes teilnimmt. Die ventralen Äste des IV. und V. linken Nervenpaares zerfallen, wie oben angegeben, an dem unteren Rande der Rumpfmuskeln in mehrere verschiedene dicke Äste, von denen einige zum Randteile der Mundhöhle hinziehen, wo sie an der Bildung des Randgeflechtes teilnehmen, während ein Nervenast, gewöhnlich der mächtigste, um den Rand der Rumpfmuskeln biegt und nach hinten und oben zum Ringmuskel des Velum verläuft (Fig. 13); an demselben verlaufen die genannten Äste des IV. und V. Paares nach unten und zerfallen alsdann allmählich in eine grosse Zahl von Ästchen, welche ein dichtes, für den Ringmuskel bestimmtes Nervengeflecht bilden (Fig. 13). Nicht selten entspringen die betreffenden Äste auch aus dem V., VI., VII und aus dem Ramus visceralis des VIII., bisweilen sogar aus einem Ramus visceralis des ventralen Astes des IX. Paares; gewöhnlich entsenden jedoch die Rami viscerali des VIII. und IX. Paares nur feine Ästchen zum Velum (Fig. 13 b). Im Fall der oben beschriebenen Anomalien des III. und IV. Nervenpaares finden natürlich dementsprechende Abweichungen in der Innervation der Wandungen der Mundhöhle statt; ist z. B. das III. Paar schwach entwickelt und innerviert es ausschliesslich das Rostrum, so nimmt seine Stelle das IV. Paar ein.

Der mittlere Rumpfteil des Amphioxus, von dem Ringmuskel an bis zum Porus abdominalis, wird von den dorsalen

und ventralen Ästen des VII., VIII. oder IX. bis zu dem XXXIX. oder XLI. Nervenpaares einschliesslich versorgt (Fig. 2). Sämtliche dorsale Äste dieser Nerven sind recht gut entwickelt und verzweigen sich in der Haut der Rückenflosse und des Rückens. Die ventralen Äste sind dicke längs den Seitenteilen des Rumpfes hinziehende Stämmchen, welche auf ihrem Verlauf verschieden lange und verschieden dicke Ästchen zur Haut abgeben und in der Mehrzahl der Fälle am unteren Rande des Rumpfmuskels oder in einiger Entfernung von demselben unter spitzen Winkeln in 2 — 3 — 4 Zweige zerfallen. Einige von ihnen ziehen weiter nach unten und teilen sich gabelförmig in dünnere Ästchen; die letzteren verzweigen sich teilweise in der Bauchhaut, teilweise erreichen sie den Rand der Längsfalte, biegen bogenförmig nach innen und zerfallen endlich in den Falten in eine grosse Anzahl von Hautästen. Dieselben sind ausschliesslich aus sensiblen Fasern zusammengesetzt und stellen die sog. Rami cutanei der ventralen Äste dar (Fig. 2). Die übrigen ein oder zwei Zweige der ventralen Äste dringen in die Kiemenhöhle ein und bilden die Rami viscerales derselben; jeder von ihnen teilt sich seinerseits in ein absteigendes Ästchen, R. visceralis descendens, oder (nach Heymans) den queren Visceralnerv und in ein aufsteigendes Ästchen, R. visceralis ascendens (Fig. 2).

Der absteigende Ast (Fig. 2, 14 und 16) (querer Visceralnerv) eines jeden Nerven dringt in die Kiemenhöhle ein, biegt nach innen um und verläuft auf der Oberfläche des Bauchmuskels in querer Richtung zur Mittellinie, den gleichen Ästen der anderen Seite entgegen. Auf seinem Verlauf giebt jeder dieser Äste eine grosse Anzahl verschieden dicker Seitenästchen ab, welche sich vielfach teilen, unter einander und mit den entsprechenden Verzweigungen benachbarter absteigender Äste verflechten und ein engmaschiges Geflecht bilden, welches

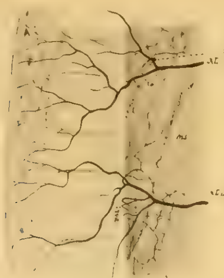


Fig. 19a.

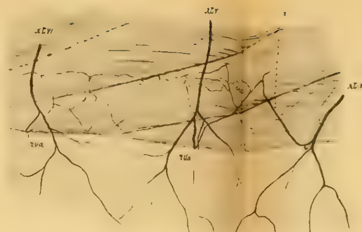


Fig. 19b.



Fig. 13.



Fig. 19c.



Fig. 11





Fig. 23.



Fig. 22d.

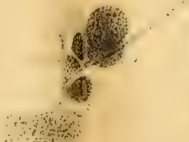


Fig. 22c.

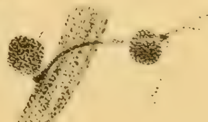


Fig. 22b.

Fig. 22a.

Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden Lichtdruck von C. G. Röder, Leipzig

sich sehr leicht in Methylenblau färbt. Das Geflecht ist zunächst über den Kiemen oder den Geschlechtsorganen, falls letztere bereits entwickelt sind, gelagert, darauf liegt es jedoch unmittelbar der oberen (dorsalen) Fläche des Bauchmuskels auf. Die Maschen derselben haben eine unregelmäfsige vieleckige Form und sind besonders eng um den Porus abdominalis herum (Fig. 2, 14 und 16). Die Ästchen bestehen je nach ihrer Dicke aus einer grösseren oder geringeren Menge von Fibrillen, die aus einem Ästchen in andere benachbarte übergehen; in den durch die Vereinigung der Ästchen gebildeten Winkeln sind kleine ovale oder dreieckige Kerne eingelagert, welche sich häufig mit Methylenblau färben und in Folge dessen sehr deutlich hervortreten. Von den das Geflecht bildenden Ästchen gehen ausserdem sehr dünne Fäden ab, welche von einem Ästchen zum andern herüberziehen und damit die Maschen des Geflechts noch mehr einengen. Diese feinen, bisweilen varicösen Fäden sind bereits von Fusari an mit Goldchlorid bearbeiteten Präparaten gesehen und beschrieben worden. Ausser diesen Fäden sondern sich jedoch von dem Geflecht, welches als das ventrale Grundgeflecht zu bezeichnen wäre, noch weitere feine Ästchen und Fäden ab, welche zu dem queren Bauchmuskel ziehen und in eine grosse Anzahl sich vielfach teilender feinster Fädchen zerfallen, die mit kleinen varicösen Verdickungen besetzt sind (Fig. 14 und 15). Diese Fädchen umspinnen soweit ich habe wahrnehmen können, den queren Muskel in einem äusserst dichten Geflecht, welches durchaus dem von mir beschriebenen Geflecht in dem Ringmuskel des Mundes analog ist. Ob nun von diesem Geflecht irgendwelche Fädchen abgehen, die auf der Oberfläche der Muskelfasern endigen, habe ich nicht feststellen können. Ihrem Charakter nach erinnern die Verzweigungen der visceralen Äste der ventralen Nerven wie es mir scheint an das Verhalten der Nerven zu den glatten Muskeln bei höheren Tieren. Heymans weist da-

rauf hin, dass von dem Nervengeflecht (dem Grundgeflecht nach meiner Bezeichnung) sich Fasern absondern, welche in die Zwischenräume zwischen den Lamellen des queren Muskels eindringen und mit Anschwellungen analog den Endigungen der Nervenfasern in den glatten Muskeln endigen. Ungeachtet einer ausgezeichneten Nervenfärbung habe ich jedoch niemals sehen können, dass unmittelbar vom Grundplexus Nervenfasern in die Septa zwischen den Muskelfasern abgingen und auf den letzteren mit Verdickungen endigten. Heymans nimmt ferner an, dass in den Fasern dieses Muskels, obgleich er den quergestreiften Muskeln zugezählt wird, eine Querstreifung wie in den Fasern der seitlichen Rumpfmuskeln nicht wahrzunehmen ist. Auf meinen, nach Apathy's Verfahren bearbeiteten Präparaten sowie auf Schnitten von Präparaten, die in dem Gemisch von Lenhossèk fixirt und nach M. Heidenhain gefärbt waren habe ich ohne Mühe eine deutliche Querstreifung der Fasern des queren Muskels feststellen können, welcher somit seinem Bau nach unzweifelhaft zu den quergestreiften Muskeln gehört.

Die vom Grundgeflecht sich absondernden, oben beschriebenen feinsten Nervenfädchen färben sich mit Methylenblau sehr schwer, so dass sie nur auf sehr günstigen Präparaten wahrnehmbar sind. Damit erklärt es sich, wahrscheinlich, dass z. B. Heymans in seiner Monographie weder Zeichnungen noch eine genauere Beschreibung dieser den Bauchmuskel umflechtenden Fädchen giebt. Das Grundgeflecht wird gewöhnlich in der Richtung von vorn nach hinten allmählich dichter, beim Porus abdominalis endlich besteht es aus äusserst engen Maschen (Fig. 2), wobei es die erwähnte Öffnung umflicht. An der Bildung dieses Geflechtes nehmen die Verzweigungen der absteigenden Äste der letzten zwei Paar dorsaler Rumpfnerven, d. h. des XXXIX. und des XL. Paares, bisweilen auch des XXXVIII. und XXXIX. teil. Ausserdem jedoch sondern sich von dem XLI. und XLII. oder vom XL und XLI. Nerven-

paar dicht am Rande des seitlichen Rumpfmuskels ein oder zwei viscerale Ästchen ab, welche um den Rand des Muskels biegen, in Windungen zum Porus abdominalis hinziehen und desgleichen an der Bildung des erwähnten Geflechts (Fig. 17) teilnehmen.

Die aufsteigenden Äste (Fig. 2 und 16) entspringen von den ventralen Nerven, angefangen vom IX. bis zum XXXI. Paar inclusive. In Gestalt ziemlich dicker Stämmchen biegen dieselben um den unteren Rand der seitlichen Rumpfmuskeln und verlaufen in der Mehrzahl der Fälle in der Richtung nach vorn und oben; nach Bildung eines Bogens ziehen sie alsdann nach oben und hinten zum Lig. denticulatum und teilen sich in mehrere feine Ästchen; diese zerfallen ihrerseits in feine, mit Varicositäten besetzte Fäden, die in den Kiemenbögen nach vorn und unten verlaufen, wobei sie in dem die Unterlage des Epithels der Kiemenbögen darstellenden Bindegewebe gelagert sind. Am Ende der Kiemenbögen teilen sich die Fäden nicht selten gabelförmig in zwei feinste Fädchen mit bogenförmigem Verlauf (Fig. 16). Gewöhnlich ziehen diese Nervenfäden nach unten mehr oder weniger parallel der Richtung der das Gerüst des Kiemenkorbes darstellenden derben Stäbchen. An Methylenblau- sowie an Golgi-Präparaten lässt sich ausserdem leicht wahrnehmen, dass von diesen Nervenfäden sich ausserdem auf dem ganzen Verlauf derselben eine grosse Anzahl varicöser Fädchen verschiedener Dicke absondert. Dieselben teilen sich wiederum mehrfach, ziehen längs den Querleisten des Kiemenkorbes von einem Kiemenbogen zum andern (Fig. 17), verflechten sich unter einander und bilden ein dichtes Nervengeflecht, welches, soviel ich nach meinen Präparaten beurteilen kann, unter dem Epithel in dem subepithelialen Bindegewebe gelegen ist.

Besondere Beachtung verdient jedoch, meiner Meinung nach, die Thatsache, dass im Verlauf der dickeren Ästchen dieses Geflechtes besondere Nervenzellen eingelagert sind, derer, soviel

mir bekannt kein Forscher des Nervensystems vom Amphioxus Erwähnung thut. Auf Methylenblaupräparaten ist bereits zu sehen, dass den längs den Querleisten des Kiemenkorbes verlaufenden Nervenästchen, recht grosse runde oder ovale Kerne anliegen (Fig. 16), um welche bisweilen eine geringe Menge Protoplasma zu erkennen ist. Welcher Art Zellen diese Kerne angehören lässt sich jedoch nur an Längsschnitten durch nach Golgi bearbeitete Amphioxus feststellen. Auf derartigen Präparaten lässt es sich erkennen, dass die genannten Kerne kleinen spindelförmigen und eckigen Zellen angehören, von deren Ecken einige (3—6 und mehr) recht dicke Fortsätze abgehen, welche allmählich in eine grosse Anzahl feiner varicöser und sich von neuem teilender Zweige zerfallen (Fig. 18). Bisweilen ist ein Fortsatz dünner und länger als die übrigen; derselbe teilt sich auch in eine gewisse Anzahl Ästchen, erinnert jedoch gewissermafsen an einen Nervenfortsatz. Nichtsdestoweniger bin ich der Meinung, dass sämtliche Fortsätze dieser Zellen unter einander gleich sind, und wenn auch der eine oder andere dünner und länger erscheint, so hängt dieses wahrscheinlich von dem angewandten Verfahren ab. Sämtliche Fortsätze gesellen sich gewöhnlich den in den Kiemenbögen gelagerten Nervenästchen und -fäden zu und verlieren sich unmerklich zwischen denselben. Diese Nervenzellen werden, so viel ich habe wahrnehmen können, überall im Kiemenkorb längs den Nerven angetroffen bis dicht an der Anheftungsstelle des Kiemenkorbes an das Lig. denticulatum. Was nun die Frage anbetrifft, welcher Zellenart diese sternförmigen Elemente zuzurechnen sind, so halte ich dafür, dass dieselben den sympathischen Zellen im Darmgeflecht des Neunauges (Sakusseff[1]) analog und dass wahrscheinlich der-

[1]) Über die Nervenendigungen am Verdauungskanal der Fische. Arbeiten der Naturforscher-Gesellschaft in St. Petersburg; zool. u. physiol. Abteilung, Bd. XXVIII, Lief. 4.

artige Zellen auch im Verlauf der Eingeweidenerven, vielleicht auch der Ästchen des Bauchgeflechtes angeordnet sind. Da sich diese Zellen jedoch äusserst schwer färben, so kann ihre Anwesenheit vorläufig nur in dem Kiemengeflecht wahrgenommen werden.

Sämtliche von den dorsalen Nerven des hinteren der Kiemenbögen entbehrenden Rumpfteils abgehende visceralen Äste geben desgleichen nicht nur absteigende, sondern auch aufsteigende Ästchen ab. Darauf weist bereits Heymans hin, doch gelang es ihm nicht den Lauf derselben zu verfolgen; nach meinen Beobachtungen begeben sich die erwähnten Ästchen unzweifelhaft zum Darmkanal, worüber weiter unten ausführlich berichtet werden wird.

Den Schwanzteil des Amphioxus (Fig. 3) innervieren die dorsalen und ventralen Äste sämtlicher übrigen dorsalen Nerven angefangen vom XXXIX. resp. XL. Paar. Die dorsalen Äste sind überhaupt stark entwickelt, besonders jedoch im Gebiet der oberen und unteren Flosse und des Anus. Sie verlaufen teils senkrecht, teils schräg nach oben und verzweigen sich hauptsächlich in der Rücken- und Flossenhaut, wobei die gegenseitigen Äste sich einander auf ihrem Verlauf zum scharfen oberen Rückenrande allmählich nähern. Die dorsalen Äste der 2—3 letzten Nervenpaare sind stark nach hinten gegen das Schwanzende geneigt und erstrecken sich fast parallel demselben. Die ventralen Äste sind dünner als die des Rumpfes und ziehen von dem XL. bis XLI. Paar an fast gerade nach unten, bilden alsdann einen nach vorn convexen Bogen und verlaufen darauf nach unten und hinten; die ventralen Äste der letzten zwei Nervenpaare ziehen nach unten und stark nach hinten.

Vom Anfangsteil eines jeden Nervenastes an bis zum unteren Rande der Rumpfmuskeln sondern sich allmählich Seitenäste ab, welche sich in der Haut des Schwanzteils verzweigen. Am Rande des Muskels oder in einiger Entfernung

von demselben teilt sich ein jeder Hauptast unter spitzem Winkel in 2 — 3 — 5 feinere Ästchen; von diesen verlaufen 1 — 2 — 3 unter allmählicher Teilung zur Haut der unteren Flosse, woselbst sie in ihre Endäste zerfallen (Fig. 3). Die übrigen (1 — 2 — 3) Ästchen der ventralen Zweige sämtlicher übrigen Nervenpaare vom XL. resp. XLI. bis zum LIII. resp. LIV. inclusive biegen um den unteren Rand der Muskelsegmente und ziehen entweder nach oben oder nach vorn resp. hinten und oben und stellen die aufsteigenden visceralen Ästchen dar (Fig 3 und 9a und 9b). Gewöhnlich sind sie von verschiedener, bisweilen von beträchtlicher Dicke; die Ästchen des XL. und XLI. Nervenpaares steigen längs der inneren Oberfläche der Muskelsegmente herauf und beteiligen sich an der Bildung des Grundgeflechts des ganzen Muskels. Die aufsteigenden Äste der Nervenpaare vom XLI.—XLII. an ziehen nach oben und zerfallen allmählich in eine grosse Zahl sich wiederholt teilender Ästchen, welche den ganzen Enddarm bis zum Anus umflechten. Die Wand des Anus innervieren Ästchen des LI., LII. und LIII. Nervenpaares; sie zerfallen in zahlreiche äusserst feine, leicht varicöse Fädchen, die sich unter einander verflechten und ein dichtes Geflecht in der Anuswand bilden (Fig. 3). Das Verhalten der aufsteigenden visceralen Äste zum Enddarm tritt besonders deutlich hervor, wenn im Darm einige Menge Inhalt nachgeblieben ist.

Nicht selten biegen jedoch sämtliche oder einige aufsteigende viscerale Ästchen nach der Ablösung von dem ventralen Ast am Rande der seitlichen Rumpfmuskeln oder in einiger Entfernung von denselben, nicht um den Rand der Muskelsegmente herum, sondern dringen durch die Myosepta in geringerer oder weiterer Entfernung vom Rande der Segmente, um sich alsdann zur Wand des Enddarms zu begeben (Fig. 19a u. 19b). Wenn nun sämtliche aufsteigenden visceralen Äste eines Nervenpaares in der eben beschriebenen Weise verlaufen, so können sie leicht

die falsche Vorstellung erwecken, dass die hinteren Nervenpaare die genannten Ästchen vollkommen entbehren.

Nachdem ich nun den Verlauf sämtlicher ventralen Spinalnervenpaare, soweit er sich aus meinen Präparaten klarstellen liess, beschrieben und auf das Verhalten derselben zu dem Ringmuskel des Mundes, zum queren Bauchmuskel und zu den Kiemen hingewiesen habe, möchte ich noch einige Abweichungen des normalen Verlaufs der Spinalnerven berühren. Häufig nähern sich zwei benachbarte ventrale Äste zweier spinaler Rumpf- oder Schwanznerven, z. B. XXXVI und XXXVII resp. anderer mehr oder weniger nahe bei der Durchtrittsstelle durch die entsprechenden Myosepta einander allmählich und vereinigen sich, worauf sie sich wieder trennen und in gewöhnlicher Weise weiter verlaufen. Durch die Vereinigung wird somit eine X-Figur gebildet; an der Vereinigungsstelle findet ein Tausch der Nervenfasern statt. Nicht selten geht von einem ventralen Ast unter spitzem oder rechtem Winkel eine ihm an Dicke gleichkommende Anastomose ab, die sich zum benachbarten ventralen Ast begiebt und sich mit demselben vereinigt, wodurch die Figur eines И oder *H* gebildet wird. Diese Anastomose habe ich häufig an den Ästen des XXXVIII und XXXIX. oder des XXXIX. und XL., sowie anderer spinaler Nervenpaare beobachtet. In vielen Fällen habe ich wahrnehmen können, dass von einem spinalen Nerven, nach der Teilung desselben in einen dorsalen und ventralen Ast, in fast querer Richtung ziemlich dicke Ästchen zu der entsprechenden Stelle des benachbarten Nerven hinzogen (Fig. 19c). Derartige Ästchen könnten Rami communicantes der Spinalnerven genannt werden. Bisweilen ist endlich eines der ventralen Ästchen schwach entwickelt und innerviert blos einen unbedeutenden Hautabschnitt. In diesen Fällen ist einer der benachbarten ventralen Äste stärker als gewöhnlich entwickelt: er erscheint dicker und giebt einen mehr oder weniger dicken Zweig zu dem Hauptgebiet ab,

welcher von dem unentwickelten ventralen Ast nicht versorgt wird. Häufig sind auch zwei dem unentwickelten Ast benachbarte ventrale Äste dicker als gewöhnlich und beide entsenden Zweige zu demjenigen Hautgebiet ab, welche von dem unentwickelten Ast nicht innerviert wird. Nicht selten fehlen überhaupt an einem Spinalnervenpaare die ventralen Äste; dieselben werden alsdann von entsprechend langen und dicken Ästen benachbarter Nervenpaare ersetzt, welche vor oder unmittelbar nach der Teilung der letzteren in dorsale und ventrale Äste von ihnen abgehen. Die beschriebenen Anomalien sind häufig symmetrisch, d. h. sowohl auf der rechten als auch auf der linken Körperseite des Tieres.

Spinalganglienzellen (Fig. 20—23). Bei der Durchsicht hunderter Exemplaren von erwachsenen Amphioxus nahm ich wahr, dass ausschliesslich des ersten Nervenpaares, sämtliche Spinalnerven mit besonderen Gebilden, welche an die Spinalganglien der Wirbeltiere erinnern, in Verbindung stehen. Die genannten Gebilde färben sich mit Methylenblau oder Toluidinblau, je nach der Einwirkungsdauer des Farbstoffs auf dieselben, mehr oder weniger intensiv; bisweilen treten sie ungemein deutlich in die Erscheinung.

Zwecks Färbung dieser Gebilde führte ich lebende Amphioxus in eine physiologische Kochsalzlösung über, welcher so viel einer 1 procentigen Methylenblaulösung oder einer gesättigten Toluidinblaulösung zugesetzt war, dass dieselbe eine dunkelblaue oder dunkelviolette Farbe erhielt. In der genannten Lösung müssen die Tiere 3—6 Stunden verbleiben; 1 Stunde vor der Beendigung der Färbung nahm ich dieselben heraus und brachte sie auf Objectträger, wobei ich sie von Zeit zu Zeit mit derselben Lösung anfeuchtete. In Seewasser, welchem Methylenblau oder Toluidinblau zugesetzt ist, färben sich diese Gebilde nicht, selbst wenn die Tiere 1—4 Tage in demselben verbleiben; sehr selten ist eine schwache Färbung einiger Ge-

bilde zu erkennen. In Goldchlorid[1]) färben sie sich verhältnismäfsig leicht und treten sehr deutlich hervor; zu dem Zweck jedoch muss der Amphioxus mit einem scharfen Rasiermesser der Länge nach geteilt werden und aus ihm vorsichtig die Rumpfmuskulatur und die Chorda dorsalis nach Möglichkeit entfernt werden. Der Grund, weswegen die Spinalganglienanlagen in einer physiologischen Kochsalzlösung nach Zusatz der oben erwähnten Farbstoffe zu derselben sich am leichtesten färben, liegt möglicherweise darin, dass unter der Einwirkung dieser Lösung sich stellenweise das Oberflächenepithel ablöst, infolge dessen der Farbstoff leichter in die Gewebe eindringt als bei intactem Epithel.

Die genannten Gebilde sind unmittelbar an der Austrittsstelle der Spinalnerven aus den Myosepta und nicht an der Austrittsstelle derselben aus dem Rückenmark gelagert; sie liegen somit, wie Hatschek mit Recht constatiert sehr oberflächlich in dem Bindegewebe der Haut. Infolge dieser oberflächlichen Lagerung sind sie äusserst deutlich bei Betrachtung in toto des mit Methylenblau oder Toluidinblau gefärbten Amphioxus wahrnehmbar; aus demselben Grunde lassen sie sich auch leicht in Zusammenhang mit den Nervenstämmchen isolieren, wenn man bei einem gefärbten und in Ammoniumpicrat fixierten Tiere vorsichtig die Haut von den unterliegenden Teilen abtrennt, die Nervenstämmchen lösen sich in diesen Fällen mitsammt den erwähnten Gebilden zusammen mit der Haut ab.

Diese Gebilde bestehen aus einer Anhäufung oder einer Gruppe besonderer augenscheinlich Zellelemente; an jedem Spinalnerven (ausgenommen, wie erwähnt, des ersten Paares) sind zwei Gruppen dieser Elemente angeordnet. Die eine der-

1) Das Tier wurde zunächst in Citronensaft (für 10—15 Min.) eingelegt, darauf für 25—30 Min. in eine 1/2 procentige Goldchloridlösung und schliesslich in Ameisensäure (1 Teil auf 4 Teile aq. dest.) für 12—24 Stunden bis zur Reduction des Goldes übergeführt.

selben liegt an dem ventralen, die andere an dem dorsalen Ast, fast unmittelbar an der Austrittsstelle derselben aus dem Myoseptum (Fig. 20—21). Nicht selten liegt jedoch einem Spinalnerven eine Gruppe dieser Elemente und zwar am häufigsten dem dorsalen Ast an, oder aber wenn die Teilung des Nerven in einem ventralen oder dorsalen Ast nach dem Austritt desselben aus dem Myoseptum erfolgt im Teilungswinkel (Fig. 20).

Jede Gruppe besteht aus 3—5 oder 6—7, bisweilen auch mehr Elementen; in der Mehrzahl der Fälle sind die Gruppen nicht an den dorsalen oder ventralen Ästen selber der Spinaläste angeordnet, sondern an den Teilungswinkeln der dorsalen Äste in dünnere Zweige resp. an den Abgangsstellen dünnerer Zweige von dem Anfangsteil der ventralen Äste. Ausser an diesen hauptsächlichen und beständigen Anhäufungsstellen dieser Elemente lassen sich fast an jedem Spinalnervenpaare noch einzelne Elemente oder kleinere Gruppen zu 2 — 3 — 4 Elemente an recht weit von der Austrittsstelle der dorsalen oder ventralen Äste aus dem Myoseptum gelegenen Gebieten auffinden (Fig. 20). Dieselben hängen sowohl an den Hautzweigen der dorsalen Äste als auch an den Hautstämmen, sowie an den Hautzweigen der ventralen Äste wie die Beeren an den Stielen. Einzelne Elemente wurden sogar an den Hautzweigen der ventralen Äste in der Nähe des unteren Randes der seitlichen Rumpfmuskeln, d. h. beträchtlich weit von dem gewöhnlichen Fundort derselben angetroffen. Die Form dieser Elemente ist äusserst mannigfaltig: rund, oval, birnförmig, pilzförmig, bisweilen unregelmäfsig; im letzteren Falle erinnern sie ihrer Form nach an die Zellen mit keulenförmigen Fortsätzen, welche zuerst von mir in den Spinalganglien des Menschen und der Säugetiere beschrieben worden sind (Fig. 20—22). Eine jede Gruppe dieser eigentümlichen Elemente umgiebt, soviel ich habe wahrnehmen können, einen oder mehrere Nervenzweige oder aber den ventralen oder dorsalen Hauptast, wobei sie dem letzteren

fest anliegt; infolge dessen wird nicht selten ein Anblick erhalten, als durchziehe ein Nervenzweig eine Gruppe derartiger Elemente. Bei genauerer Beobachtung des Verhaltens einzelner Elemente einer Gruppe ist es nicht schwer festzustellen, dass einzelne von ihnen mit ihren verschmälerten Teilen den Nervenästchen unmittelbar anliegen, andere sich mit letzteren vermittelst eines mehr oder weniger kurzen und dicken Fortsatzes verbinden (Fig. 20—22). Dasselbe lässt sich auch von den einzelnen im Verlauf der Nervenästchen gelegenen Elementen aussagen. Die Grösse der Elemente schwankt beträchtlich, neben kleinen von 0,008—0,016 mm werden Elemente von beträchtlicher Grösse bis zu 0,032—0,056 mm angetroffen. Die Menge der einzelnen oder zu Gruppen im Verlauf eines Spinalnervenpaares angeordneten Elemente, steht meinen Beobachtungen nach, in enger Beziehung zu der Dicke der dorsalen und ventralen Äste eines Nervenpaares. Den ersten Paaren (besonders dem II. VIII., X. Paar) gehören somit eine grössere Menge und ausserdem grössere Elemente zu; an den Schwanznerven werden vorwiegend kleine Elemente angetroffen, welche zudem sich nicht in dermafsen grosse Gruppen wie an den vorderen Nervenpaaren anordnen. Die Gruppen dieser Elemente sind symmetrisch auf der rechten und linken Seite des Tieres gelagert, was leicht an einem Exemplar festgestellt werden kann, wenn man dasselbe bei schwacher Vergrösserung zunächst von der einen und dann von der anderen Seite betrachtet. Noch besser kann man sich von der symmetrischen Lagerung der genannten Gebilde überzeugen, wenn man das vordere oder hintere Körperende eines gefärbten und in pikrinsaurem Ammonium fixierten Tieres vorsichtig auf die Bauchseite stellt und darauf unter einem leichten Druck auf das Deckglas dermafsen ausbreitet, dass beide Körperseiten des Tieres teilweise sichtbar sind. Die vermittelst einer Zeichenkammer möglichst genau angefertigten Figg. 20, 21 können besser als jegliche Beschreibung eine Vorstellung von

der Form der Grösse und der Anordnung der genannten Elemente geben.

Was nun endlich die Frage nach der feineren Structur dieser Elemente, welche die von mir als Spinalganglienanlagen angesprochenen Gebilde zusammensetzen, anbetrifft, so habe ich dieselbe leider aus Mangel an Material nicht genügend studieren können. Bei genügender Färbung erscheinen diese Elemente mehr oder weniger intensiv tingiert; ungefärbt oder sehr schwach gefärbt bleibt nur derjenige Abschnitt eines jeden Elementes, von welchem ein mehr oder weniger dicker Fortsatz abgeht oder welcher unmittelbar einem Nervenästchen anliegt. Bei der Betrachtung mit starken Vergrösserungen lässt sich wahrnehmen, dass an der Zusammensetzung der Elemente eine grosse Anzahl feiner und gröberer Körnchen (Schollen) von runder oder ovaler Gestalt teilnimmt; letztere färben sich gewöhnlich in Methylenblau sehr intensiv, infolge dessen sie den Elementen ein körniges Aussehen verleihen; sie ähneln durchaus den Tigroidkörnern der Nervenzellen (Fig. 22). Die Körner und Schollen sind augenscheinlich in einer homogenen Substanz eingelagert, in welcher es mir nicht gelang, die Anwesenheit von Fibrillen festzustellen, möglicherweise weil keine ausreichende Färbung erzielt werden konnte. Wie bereits oben erwähnt wurde, verbinden sich diese Gebilde mit den Nervenstämmchen und -ästchen vermittelst grösstenteils kurzer und beträchtlich dicker Fortsätze, oder aber sie sind den Ästchen dicht angelagert (Fig. 22). In letzterem Fall lässt sich dennoch bei sorgfältiger Untersuchung ein sehr kurzer und breiter Fuss, welcher gleichsam mit dem Nervenästchen zusammenfliesst, erkennen. Über das weitere Schicksal der Fortsätze kann ich vorläufig nichts Bestimmtes aussagen.

In einigen Elementen kann man ein oder zwei runde oder ovale Kerne wahrnehmen, die entweder schwächer oder stärker als die umgebende Substanz gefärbt sind (Fig. 22d); im all-

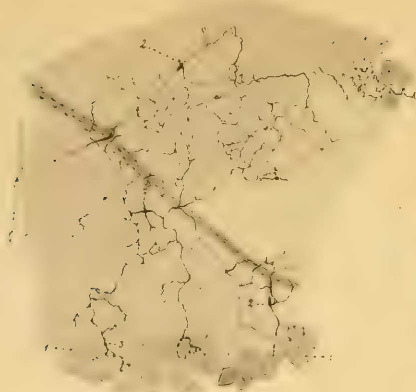

Fig. 28.


Fig. 29.

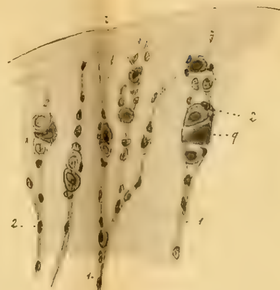
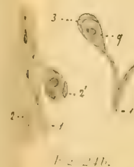

Fig. 24 a.


Fig. 31


Fig. 32 a


Fig. 30.


Fig. 24 b.

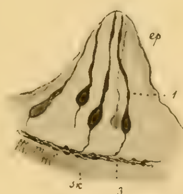

Fig. 32 c.


Fig. 32 b.

gemeinen muss jedoch gesagt werden, dass die Kerne bei weitem nicht in allen Elementen deutlich sichtbar sind. Möglicherweise ist dieser Umstand von der Anwesenheit einer grossen Zahl gefärbter Körner und Schollen, welche den Kern verdecken, bedingt, oder aber der Kern färbt sich schwer mit Methylenblau oder Toluidinblau.

Behufs Klarlegung der Structur dieser Elemente fixierte ich Amphioxusexemplare in verschiedenen Flüssigkeiten (Sublimat, Alkohol mit Formalin, Osmiumsäure u. a.), bettete sie in Celloidin und Paraffin ein und fertigte Serien von Längs- und Querschnitten an. An den mit verschiedenen Farbstoffen gefärbten Schnitten waren jedoch diese Elemente nur in seltenen Fällen deutlich sichtbar, infolge dessen der Bau derselben nicht studiert werden konnte. Dasselbe gilt auch von Schnitten, welche mit Goldchlorid nach Apathy's Verfahren behandelt worden sind.

In Anbetracht dessen, dass erstens diese, die Spinalganglienanlagen bildenden Elemente nur an denjenigen Exemplaren des Amphioxus vollkommen deutlich hervortreten, welche in schwachen Methylenblaulösungen (in physiologischer Kochsalzlösung) gefärbt oder mit Goldchlorid behandelt worden sind, dass zweitens in denselben die Anwesenheit von Kernen schwer festgestellt werden kann, neigte ich lange Zeit dahin, dieselben für Kunstproducte zu halten. Die engen Beziehungen der Fortsätze dieser Gebilde zu den Nervenstämmchen, ihre symmetrische Anordnung die allmähliche Grössen- und Mengenabnahme derselben in der Richtung vom Kopf zum Schwanz des Tieres, ihr Fundort, die Anwesenheit von Körnern und Schollen, bisweilen auch von Kernen in denselben und anderes sprechen, wie mir scheint, mehr zu Gunsten dessen, dass diese Elemente in der That vorhanden und keine Kunstproducte sind.

Würden diese Gebilde infolge der Einwirkung der mit Methylenblau versetzten physiologischen Kochsalzlösung entstanden sein, so würden dieselben nicht an bestimmten Stellen

auftreten, sondern überall im Verlauf der Nerven; bei einer Verlängerung der Aufenthaltsdauer der Tiere in der Lösung müsste auch ein Zunehmen der Zahl der einzelnen Elemente sowie der Gruppe derselben zu erwarten sein. Statt dessen habe ich jedoch wahrgenommen, dass nach einem Verbleib der Tiere in der Lösung im Verlauf eines Tages (in der Kälte), diese Elemente in der Mehrzahl der Fälle ungefärbt blieben oder schwach gefärbt erschienen, wobei ihre Menge, ihre Gestalt, der Fundort u. a. unverändert sich erhielten. Die genannten Elemente färben sich ferner gut mit Goldchlorid, sind bisweilen an mit Osmiumsäure behandelten Tieren sichtbar und sind in beiden Fällen dort zu finden, wo sie auch an Methylenblaupräparaten gefunden werden. Sämtliche aufgezählten Thatsachen lassen sich am ehesten in der Weise auslegen, dass die beschriebenen Elemente Analoga von Spinalganglien darstellen, welche beim Amphioxus möglicherweise in einer embryonalen Entwickelungsform vorhanden sind. Eine endgiltige Entscheidung der Frage über die Natur dieser Gebilde ist jedoch natürlich nur dann möglich, wenn die Structur derselben und ihre Beziehung zu den Nerven sicherer bestimmt sein wird.

Ausser den beschriebenen Gebilden sind, wie bekannt, im Verlauf der Zweige des I. und II. Paares, zuerst von Quatrefages entdeckte Zellen vorhanden (Fig. 23—24). Dieselben sind von runder, ovaler, birnförmiger oder spindelförmiger Gestalt und bald in Gruppen von 2—3, bald einzeln, in der Mehrzahl der Fälle in den Teilungswinkeln sämtlicher an der Innervation des Rostrums teilnehmender Nervenästchen angeordnet. Bei der Anordnung in Gruppen sind die Zellen gewöhnlich übereinander gelagert, infolge dessen ihre sich berührenden Flächen mehr oder weniger abgeplattet erscheinen. Da sich im Rostrum das I., II., ein Teil der Äste des III. Nervenpaares und im Falle einer mangelhaften Entwickelung oder der Abwesenheit des III. Paares auch Äste des IV. Nervenpaares verzweigen, so ist es klar, dass

die genannten Zellen an den Ästen der erwähnten Nerven liegen. Eine besonders grosse Anzahl von Zellen ist an den periphersten Abschnitten der Nervenästchen angeordnet, ist folglich unmittelbar unter der structurlosen Hautschicht gelagert. Diese Zellen färben sich in Methylenblau sehr rasch und erst dann kann man sich eine klare Vorstellung machen von der ungeheuren Menge dieser Zellen, mit denen häufig sämtliche peripheren Verzweigungen der ersten Spinalnervenpaare im Rostrum dicht besetzt sind. Eine jede Zelle enthält gewöhnlich einen verhältnismäfsig nicht grossen runden oder ovalen Kern; die Zelle selber oder Gruppen von Zellen sind augenscheinlich von einer dünnen, structurlosen Hülle, deren Innenseite abgeplattete Kerne anliegen, umgeben (Fig. 24). Die Zellkerne und die Hülle treten besonders deutlich an Präparaten, welche in Methylenblau gefärbt in pikrinsaurem Ammonium fixiert und alsdann in Pikrocarmin nachgefärbt sind. In vielen Fällen, besonders wenn die Zellen einzeln gelagert sind, habe ich wahrnehmen können, dass von denselben ein dünner Fortsatz abgeht, welcher unmittelbar in ein Nervenästchen übergeht (Fig. 24b). An diesen Fortsätzen hängen die Zellen wie die Beeren an den Stielen. Die Zellen von Quatrefages sind gewöhnlich nicht gross, nicht selten jedoch werden besonders im Verlauf der dicken Nervenstämme auch bedeutend grössere Elemente angetroffen. Welcher Kategorie von Zellen die genannten Gebilde zugezählt werden müssen ist vorläufig schwer zu sagen, nichtsdestoweniger muss jedoch bemerkt werden, dass dieselben durchaus den oben beschriebenen kleinen Gebilden, welche an den Verzweigungen der dorsalen und ventralen Äste sämtlicher übrigen Spinalnervenpaare gelagert sind, ähneln.

Im Anschluss an die Zellen von Quartrefages muss ich schliesslich noch derjenigen besonderen Gebilde gedenken, welche nicht selten im Verlauf der gröberen Verzweigungen des I. und II. Nervenpaares angetroffen werden, und zwar häufiger an der

Austrittsstelle derselben als an den Verzweigungen, wobei sie entweder auf beiden Seiten des Kopfes oder aber nur auf der einen vorhanden sind. Dieselben sind gewöhnlich von beträchtlicher Grösse und verschiedenartiger — runder, ovaler, birnförmiger oder kolbenförmiger Gestalt; vermittelst eines dicken und kurzen oder langen Fortsatzes verbinden sie sich mit den Nervenstämmchen (Figg. 25, 26). Diese offenbar kernlosen Gebilde bestehen aus einer homogenen Substanz, in welcher zahlreiche feine und gröbere, sich in Methylenblau mehr oder weniger intensiv färbende Körnchen eingelagert sind, ihr Fortsatz weist eine deutliche fibrilläre Structur auf; nicht selten können die Fibrillen von dem Fortsatze aus in das Gebilde selber verfolgt werden, woselbst sie offenbar sich nach verschiedenen Seiten hin zerstreuen. In einigen Fällen lässt sich um die betreffenden Gebilde die Anwesenheit einer dünnen structurlosen Hülle, in Gestalt einer doppelt contourierten, die Umrisse der Gebilde scharf umgrenzenden Linie feststellen. Nicht selten sind diese Gebilde in Gruppen zu 2 oder 3 gelagert, wobei von jedem ein Fortsatz abgeht, welcher sich bisweilen alsbald mit anderen Fortsätzen zu einem Stämmchen vereinigt. Zuweilen sind um ein grösseres Gebilde mehrere kleinere gruppiert oder sämtliche sind annähernd von gleicher und zwar beträchtlicher Grösse. Ich habe diese Gebilde nicht in sämtlichen Exemplaren vom Amphioxus jedoch mindestens in $^1/_3$ aller von mir untersuchten Tiere angetroffen. Die genannten Gebilde sind durchaus denjenigen gleich, welche sich zu Gruppen vereint im Verlauf sämmtlicher spinaler Nerven finden; sie unterscheiden sich von ihnen nur durch ihre Grösse. Ob nun die Gebilde beständig vorhanden sind und ob sie vielleicht besondere Nervenapparate darstellen, oder ob sie Kunstproducte sind, darüber kann ich vorläufig nichts positives aussagen.

Die Endigungen der Hautnerven (Rami cutanei) der dorsalen und ventralen Nervenäste der Spinal-

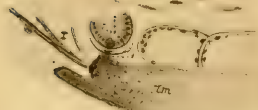


Fig. 23.

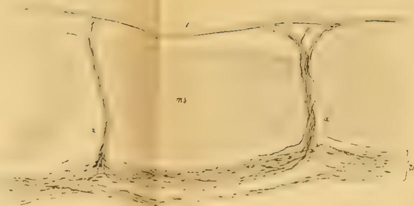


Fig. 35.



Fig. 34.



Fig. 40a.



Fig. 25.



Fig. 40b.



Fig. 40c.



Fig. 12.

Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden.

Lichtdruck von C. G. Röder, Leipzig

nerven (Fig. 27—30). Den rein sensiblen in der Haut endigenden Nerven gehören die Verzweigungen des I., II., bisweilen auch III. Nervenpaares sowie die letzten, angefangen von LIII bis LIV an. Sämtliche übrigen Nervenpaare enthalten, wie bereits oben angegeben sowohl motorische als auch sensible Fasern. Rein sensible Äste ohne Beimengung motorischer Fasern sind die Nervi cutanei dorsales (laterales et ventrales); dieselben ziehen unter allmählicher Teilung zur oberflächlichen Hautschicht, wobei sie beständig verschieden lange und dicke Ästchen abgehen, welche, indem sie mit benachbarten ähnlichen Ästchen anastomosieren, ein mehr oder weniger dichtes Hautgeflecht bilden; dieses tritt besonders deutlich in der ventralen Hautregion hervor, wo die ventralen Äste einer Körperseite des Tieres unter beständiger Teilung und miteinander anastomosierend von der Seitenfläche auf die untere Körperfläche übergehen und daselbst sich mit den gleichen Verzweigungen der anderseitigen Nerven verbinden (Fig. 27). Das genannte Geflecht der Hautnerven könnte Grundgeflecht genannt werden.

Die Verzweigungen der Hautäste erreichen schliesslich die unmittelbar unter dem Epithel gelegene homogene Hautschicht woselbst sie unter allmählicher Verjüngung sich in der Mehrzahl der Fälle der Beobachtung entziehen. Bei gelungener Färbung ist es jedoch nicht schwer festzustellen, dass die genannten Ästchen, welche scheinbar in der oben erwähnten Hautschicht endigen, in der That in senkrechter Richtung durch besondere Öffnungen (resp. Kanäle) in letztere hindurchtreten und deren Oberfläche erreichen. Daselbst zerfallen sie in 3—4 und mehr feine Ästchen, welche strahlenförmig auseinandergehen, wobei sie auf der Oberfläche der homogenen Schicht unmittelbar unter dem Epithel gelegen sind (Fig. 28). Auf ihrem Verlauf zerfallen die genannten Ästchen allmählich in eine grosse Zahl sich wiederholt teilender feinster Zweige und varicösen Fäden, welche beide gleichfalls unter dem Epithel liegen und, indem

sie sich mit gleichartigen Verzweigungen anderer benachbarter Äste verbinden, ein dichtes engmaschiges Geflecht bilden. Da dieses Geflecht unmittelbar unter dem Epithel angeordnet ist, so könnte es subepitheliales Geflecht genannt werden. An denjenigen Stellen des Präparats, an denen das Epithel erhalten und das subepitheliale Geflecht gefärbt ist, sieht man leicht, dass von dem Geflecht selber sich eine Menge feinster varicöser Fädchen absondern, welche in die Zwischenräume zwischen die Epithelzellen eindringen, dabei feinste Seitenfädchen abgeben, die Epithelzellen umflechten und zwischen ihnen endigen (Fig. 28 und 29). Diese intraepithelialen Nervenfädchen habe ich sowohl auf Quer- und Längsschnitten als auch auf optischen Schnitten bis fast an die freie Oberfläche des Präparates verfolgen können.

In Bezug auf die Nervenendigungen im Epithel sagt Heymans: »la fibre nerveuse, en traversant et après avoir traversé la cuticule conjonctive se ramifie sous et entre les cellules cutanées (pl. VI, fig. 20); ce sont ces ramifications qui sont terminales et qui nous ont paru s'arrêter, sans présenter d'organe spécial, entre et peut-être, dans les cellules épithéliales ordinaires« (l. c. p. 33). Meine Beobachtungen stimmen mit der Beschreibung von Heymans nicht überein; aus der Zeichnung, welche diese Beschreibung illustrieren soll, lässt sich im Grunde nicht nur das Verhalten der Nerven zum Epithel nicht eruiren, sondern es bleibt auch vollkommen unklar, wo die darin dargestellten Nerven gelagert sind.

Die von mir beschriebenen Endigungen der Hautnerven habe ich an verschiedenen Stellen in der Haut beobachtet: im Rostrum in der Haut des mittleren Körperabschnittes und des Schwanzes. An Präparaten, welche in ausreichender Weise mit Methylenblau gefärbt und in einer Ammoniummolybdatlösung mit Osmiumsäure (siehe Methode) fixiert waren, sind jedoch im Epithel noch besondere Nervenapparate, welche dem Typus der

peripheren Nervenzellen angehören, zu erkennen. Diese Zellen sind aller Wahrscheinlichkeit nach in der gesammten Haut des Amphioxus verstreut, besonders deutlich können sie jedoch im Kopfgebiet, im Rostrum und in den Tentakeln wahrgenommen werden; in dem Falle, dass dieselben mit Methylenblau intensiv gefärbt sind, lässt es sich leicht feststellen, dass jede Zelle aus einem spindelförmigen Körper, welcher sich in zwei Fortsätze — einen peripheren und einen centralen — erstreckt, besteht (Fig. 30). Im verdickten Teil des Zellkörpers ist ein verhältnismäfsig grosser, die Hauptmasse des betreffenden Zellteils bildender, mit Methylenblau gewöhnlich intensiv gefärbter, Kern gelegen. Der periphere Fortsatz erscheint als mehr oder weniger dicker, kurzer Cylinder oder Stäbchen, welcher bis dicht an die Oberfläche des Epithels heranreicht und entweder stumpf oder zugespitzt endigt (Fig. 30); niemals habe ich beobachten können, dass sich dieser Fortsatz in Gestalt eines Fadens über die freie Oberfläche des Präparates hinaus erstreckte. Der centrale Fortsatz zieht in senkrechter oder geneigter Richtung nach unten in die untergelegene bindegewebige Schicht der Haut, windet sich bisweilen in verschiedenem Mafse und erscheint in Gestalt eines feinen, nicht selten sehr kurzen und varicösen Fadens (Fig. 30). Ist die Zelle nahe an der unterliegenden Bindegewebsschicht gelagert, so ist der centrale Fortsatz sehr kurz, umgekehrt, wenn die Zelle an die Peripherie heranrückt, so ist der äussere Fortsatz kürzer und dicker. Diese Zellen werden von den sie umgebenden Zellen etwas zusammengedrückt und erinnert dann an die »abgeplatteten Epithelzellen« von Heymans. Am schwierigsten ist die Entscheidung der Frage nach dem Verbleib der centralen Fortsätze genannter Zellen, von dieser Entscheidung hängt jedoch die Bestimmung der Natur dieser Zellen ab, d. h. ob sie Nervenzellen darstellen oder wie Heymans annimmt blos abgeplattete Epithelzellen. Ungeachtet mancher Schwierigkeiten gelang es mir doch an einigen Präparaten deut-

lich wahrzunehmen, dass die centralen Fortsätze der genannten Zellen durch die homogene subepitheliale Schicht hindurchtreten und in Gestalt feiner varicöser Fäden sich numittelbar den Nervenästchen zugesellen (Fig. 30); besonders deutlich lässt sich dieses Verhalten im Rostrum erkennen. Somit ist es, meiner Meinung nach, zweifellos, dass zwischen den Epithelzellen der Haut noch besondere periphere Nervenzellen vorhanden sind, deren Anwesenheit im Epithel der Haut vieler niederer Tiere z. B. der Würmer von M. Lenhossèk, Retzius u. a. bewiesen worden ist.

Die Nervenendigungen in den Tentakeln (Fig. 31 und 32). Die Nervenstämmchen und -ästchen der Tentakeln entstammen, wie bereits oben angegeben, zweier im Bindegewebe der Haut am Rande der Mundöffnung gelegenen Nervengeflechten, dem äusseren und dem inneren (Fig. 10 und 12). Von dem ersteren erhalten die Tentakeln eine grössere Anzahl (3, 4, 5) jedoch viel dünnerer Nervenzweige als von letzterem. Die genannten Ästchen ziehen gewöhnlich längs den Tentakeln, im Bindegewebe der Haut, wobei sie sich wiederholt teilen; die infolge dieser Teilungen entstandenen feinen Ästchen und varicösen Fädchen verflechten sich untereinander, anastomosieren mit einander und bilden ein dichtes Geflecht, welches nur in den Enden der Tentakeln weniger deutlich erscheint (Fig. 10—12). Von diesem Plexus sondern sich feinste Ästchen zum Epithel ab, woselbst sie, wie ich es habe häufig wahrnehmen können, in der oben angegebenen Weise endigen. Ein besonderes Interesse stellte jedoch für mich die Endigungsweise der Nerven in den Epithelpapillen der Tentakel dar. Diese Gebilde haben eine kegelförmige oder knospenförmige Gestalt, sind recht nahe bei einander, fast längs dem ganzen Tentakel von der Basis bis zur Spitze desselben zwischen den cylindrischen Epithelzellen der Haut angeordnet (Fig. 31). Ihre Grösse und Höhe nimmt, soviel ich habe wahrnehmen können, allmählich in der Richtung von der Basis zum

Ende der Tentakeln ab; im Endteil desselben sind sie dermafsen niedrig, dass sie kaum von dem umgebenden Epithel unterschieden werden können. Nicht selten ist neben einer grossen, hohen Knospe eine kleine gelegen; die Menge derselben hängt von der Länge der Tentakeln ab, in langen Tentakeln habe ich bis 16—17 Papillen auf jeder Seite eines Tentakels zählen können. Der Bau der Papillen ist besonders gut an denjenigen Präparaten klarzulegen, welche in Osmiumsäure fixirt, und in Pikrocarmin gefärbt worden sind. Zu dem Zweck legte ich den Kopfteil eines Amphioxus in eine schwache ($^1/_{100}$ $^0/_0$) Osmiumsäurelösung für 5—10 Minuten ein, worauf das Präparat in destilliertem Wasser ausgewaschen und im Verlauf von 12 bis 18 Stunden in Picrocarmin gefärbt wurde. Nachdem das Präparat alsdann in Wasser leicht abgespült war, schnitt ich den Randteil den Mundes mit dem Tentakeln ab, und schloss denselben in angesäuertem Glycerin ein. Behufs Isolierung der Epithelzellen der Papillen wurde das gefärbte Präparat bisweilen in Glycerin zerzupft. Derartige Präparate lassen deutlich erkennen, dass eine jede Papille aus zahlreichen schmalen und langen Zellen von spindelförmiger Gestalt mit einem recht grossen ovalen Kern zusammengesetzt ist (Fig. 31, 32). Vom äusseren Pol der Zelle erstreckt sich ein langer peripherer Fortsatz, in Gestalt eines stellenweise verdickten, mit grossen Varicositäten besetzten Stäbchens oder Fadens. Das freie Ende des Fortsatzes erscheint verdickt und entbehrt jeglicher Anhänge. Der innere Zellpol zieht sich in einen mehr oder weniger langen, bald glatten, bald mit kleinen Varicositäten besetzten Faden aus. Die Zellen ordnen sich in den Papillen dermafsen an, dass die Zellkörper einiger näher zur Basis der Papille, die Zellkörper anderer wiederum höher mehr nach aussen gelegen sind, infolgedessen in der Papille 2—3 Reihen ovaler Kerne wahrgenommen werden (Fig. 31). Von der Lagerung der Zelle hängt die Länge ihrer Fortsätze ab, wobei die peripheren Fortsätze sich allmäh-

lich in der Richtung zur Papillenspitze einander nähern und schliesslich die Spitze selber bilden. Die Länge der Zellen ist natürlich ausserdem direkt von der Höhe der Papillen abhängig. In den Zwischenräumen zwischen den Anhäufungen dieser eigenartigen Zellen sind gewöhnlich Zylinderepithelzellen mit einem Kern im Basalteil und einem Cuticularsaum an der freien Fläche gelegen (Fig. 31 und 32). Die Enden der Tentakel sind mit längeren Epithelzellen bedeckt, zwischen denen sich stellenweise die oben beschriebenen schmalen Zellen gruppieren; die peripheren Fortsätze derselben ragen häufig über das Epithel hinaus, infolgedessen derartige Zellgruppen die Gestalt von Papillen annehmen (Fig. 32 b).

An vielen mit Methylenblau gefärbten und in einer Ammoniummolybdatlösung mit Osmiumsäure fixierten Präparaten war es mir möglich die Beziehung des centralen Fortsatzes der Epithelzellen in den Papillen zu den Nerven klarzulegen. Eine grössere oder geringere Anzahl dieser Zellen färbt sich gewöhnlich mit Methylenblau sehr intensiv; die centralen Fortsätze derartiger Zellen lassen sich alsdann von der Basis der Papille in das unterliegende Bindegewebe der Tentakel verfolgen (Fig. 31 und 32). Hier biegen die Fortsätze bogenförmig in der Richtung zur Basis der Tentakeln um und erstrecken sich nicht selten in Gestalt dünner varicöser Fädchen auf beträchtliche Strecken hin. Bisweilen kann man wahrnehmen, dass der eine oder der andere Fortsatz nach längerem oder kürzerem Verlauf sich zu einem Ästchen des Nervengeflechts in den Tentakeln hinzugesellt (Fig. 32 c). Sind in einigen Papillen viele dieser Zellen gefärbt so ist es nicht schwer festzustellen, dass sämmtliche centralen Fortsätze nach einer bogenförmigen Windung unter der Basis der Papille oder in einiger Entfernung von derselben sich zu einem Bündel feiner varicöser Fädchen vereinigen und sich dem Nervengeflecht in den Tentakeln beigesellen. An denselben Präparaten kann ausserdem noch konstatiert werden,

dass zwischen den gewöhnlichen Zylinderepithelzellen des von den Papillen nicht besetzten Tentakelanteils sich zahlreiche der eben beschriebenen Zellen finden; sie unterscheiden sich von den letzteren dadurch, dass ihre peripheren Fortsätze bedeutend kürzer sind (Fig. 31 und 32a). An den Enden der Tentakeln, woselbst die Epithelzellen länger sind, erscheinen auch die zwischen ihnen gelagerten peripheren Nervenzellen länger. Ebensolche Zellen habe ich auch zwischen den Epithelzellen des Mundrandes gefunden. Diese Zellen unterscheiden sich somit von den Zellen der Epithelknospen durch die Kürze ihres peripheren Fortsatzes; sie sind durchaus analog den oben beschriebenen überall zwischen den Epithelzellen des Kopfes und des Rostrums verstreuten Zellen. Auf Grund meiner Beobachtungen nehme ich somit an, dass zwischen den, das Rostrum, den Kopf, den Mundrand und die Tentakeln bedeckenden Epithelzellen eine Menge peripherer Nervenzellen angeordnet sind; in den Tentakeln sammeln sie sich ausserdem in einzelnen Gruppen, die sog. Epithelpapillen oder Knospen an, welche jedoch besser Nervenknospen genannt werden könnten. Diese Zellen ähneln durchaus den Riechzellen der Wirbeltiere und sind den in der Haut verschiedener niederer Tiere beschriebenen peripheren Nervenzellen analog.

Das Flimmer-(Riech)grübchen (Fig. 33) ist wie bekannt beim Amphioxus häufiger auf der linken Seite gelagert nahe dem vorderen Ende des Centralnervensystems. So viel ich habe wahrnehmen können, ist dasselbe von runder oder ovaler Form; an den Boden desselben tritt ein kurzer jedoch beträchtlich dicker Nervenstamm (Fig. 33), der mit der Verdickung des Rückenmarks in Verbindung steht. Auf den in Osmiumsäure fixierten und in Pikrocarmin gefärbten Präparaten ist ersichtlich, dass das Grübchen mit denselben hohen Zylinderepithelzellen ausgekleidet ist wie die Enden der Tentakel. An besonders gelungenen Methylenblaupräparaten kann leicht die

vollkommene Analogie dieser Zellen mit den peripheren Nerven- nachgewiesen werden. Der dünne centrale Fortsatz dieser Zellen lässt sich bisweilen bis zu seinem Eintritt in ein Nervenstämmchen verfolgen. Zwischen derartigen Zellen sind ausserdem gewöhnliche Epithelzellen, offenbar Stützzellen, angeordnet. Die angegebenen Thatsachen sind meiner Meinung nach dermaſsen auszulegen, dass das sog. Flimmergrübchen von Kölliker beim Amphioxus ein besonderes, möglicherweise ein dem Riechorgan der Fische analoges Sinnesorgan darstellt und deswegen besser »Riechgrübchen« genannt werden müsste.

Am Schluss meiner Beschreibung der spinalen Nerven erachte ich es für notwendig, die, wie mir scheint, nicht endgültig entschiedene Frage nach der Herkunft der sensiblen Fasern zu berühren. Stellen sie die peripheren Fortsätze besonderer sei es nun der von Retzius zuerst beschriebenen oder irgend welcher anderer, im Rückenmarck gelegenen Zellen dar, oder ist ihr Ursprung ausserhalb des Rückenmarks zu suchen? Retzius und nach ihm sämtliche neueren Forscher halten diese Frage für entschieden, indem sie das Vorhandensein irgendwelcher peripherer Nervenzellen und besonderer Spinalganglien leugnen und die oben erwähnten sternförmigen Zellen für Analoga der letzteren ansehen. An Methylenblaupräparaten besonders jedoch an Golgipräparaten hatte ich die Möglichkeit, den Verlauf der sensiblen Fasern auf beträchtliche Strecken hin zu verfolgen und kann in dieser Frage nur folgendes aussagen: auf den ersten Präparaten ist nicht schwer wahrzunehmen, dass erstens die Fasern des I. und II. Nervenpaares in das vordere Rückenmarksende eindringen und alsbald in mehrere Bündel zerfallen, die ihrerseits sich in einzelne Fasern auflösen (Fig. 34). Sämtliche dieser Fasern erscheinen in Gestalt dünner varicöser Fäden und unterscheiden sich durchaus nicht von den, die anderen Nervenpaare zusammensetzenden Fasern. Diese letzteren durchkreuzen sich zweitens nach dem Eintritt in das

Gehirn untereinander, während einige sich in Form eines ⊥ oder Y in zwei Ästchen — ein aufsteigendes und ein absteigendes teilen; alle erstrecken sich darauf auf eine grössere oder geringere Strecke in der Längsrichtung des Rückenmarks. Obgleich ich vielfach die von Retzius als Analoga der Spinalganglienzellen beschriebenen Zellen mit Methylenblau gefärbt erhalten habe so ist es mir dennoch nicht gelungen den Verlauf eines ihrer Fortsätze in die ventralen Wurzeln festzustellen.

Das Golgi-Verfahren giebt in dieser Hinsicht bessere Resultate; auf derartigen Präparaten und zwar auf Längsschnitten parallel der oberen oder seitlichen Rückenmarksfläche, sind leicht ein grosse Anzahl feiner Nervenfasern zu erkennen, welche in den oberen (dorsalen) und seitlichen Teilen des Rückenmarks verlaufen; dieselben sind mit kleinen Varicositäten besetzt, recht dünn und können bisweilen auf weite Strecken hin verfolgt werden (Fig 35 und 36). Auf den Schnitten sind nicht selten neben genannten Fasern auch die aus dem Rückenmark austretenden Wurzeln sichtbar; in diesen Fällen lässt es sich leicht feststellen, dass einige der Fasern an der Austrittsstelle der Wurzel einen mit der Convexität gegen die Wurzel gerichteten Bogen beschreiben und dabei unter rechtem oder spitzem Winkel je einen Seitenast abgeben, welcher in die Wurzel eintritt, während die Fasern selber noch auf einer bedeutenden Strecke im Rückenmarke verlaufen und schliesslich sich der Beobachtung entziehen (Fig. 35). Einige feine Fasern verlaufen am Ursprunge mehrerer (2, 3, 4) Wurzeln vorbei und geben jede ein Seitenästchen ab, während wiederum andere auf ihrem ganzen Verlauf augenscheinlich keine Seitenäste zu den Wurzeln entsenden. Des weiteren habe ich nicht selten beobachten können, dass diese Seitenästchen nach einem längeren oder kürzeren Verlauf sich gabelförmig in zwei oder drei Fasern teilten, von denen eine im Spinalnerv selber gelagert war, während die anderen in einen

Seitenast des letzteren eindrangen (Fig. 36). Bisweilen teilte sich eine dieser feinen Fasern an der Austrittsstelle einer sensiblen Wurzel oder in einiger Entfernung von derselben gabelförmig in mehrere Äste, von denen ein oder zwei in die Wurzel verliefen (Fig. 35, 36, 37, 38), während die übrigen im Rückenmark weiter zogen. Leider waren diese Fasern nur auf einer verhältnismässig kurzen Strecke mit Silber imprägniert; zweifellos gehörten sie jedoch dem Typus von Fasern an, die in die Wurzeln Seitenästchen entsenden. Schliesslich ist dem Gesagten noch hinzuzufügen, dass ich auf vielen Präparaten derartige dünne, varicöse, im dorsalen Teil des Rückenmarks gelegene Fasern von der einen Seite zur anderen habe herüberziehen sehen; an der Peripherie des Rückenmarks zerfielen dieselben alsdann in eine grosse Anzahl sich wiederholt teilender Fädchen (Fig. 39). Diese Verzweigungen stellen offenbar Endverzweigungen dar; welche Art von Nerven dermafsen endigen ist jedoch sehr schwer zu sagen; mir ist es nicht gelungen dieselben bis zu irgendwelchen Zellen zu verfolgen.

Die dünnen Nervenfasern stellen, so weit ich beurteilen kann, die Hauptfasermasse im dorsalen und teilweise auch in den lateralen Rückenmarksteilen dar. Neben ihnen verlaufen jedoch, wenngleich auch in bedeutend geringerer Zahl, dickere, direkt, augenscheinlich ohne irgendwelche Seitenäste abzugeben, in die Wurzeln übergehende Fasern (Fig. 37).

Nach meinen Beobachtungen sind somit in den dorsalen (sensiblen) Wurzeln dreierlei Fasern enthalten: erstens Seitenäste dünner, sich teilender Nervenfasern des Rückenmarks; zweitens dünne, keinerlei Seitenäste auf ihrem Verlauf in dem Rückenmark abgebende, Fasern; drittens dicke Nervenfasern. Von welchen Zellen die ersteren herstammen, kann ich nicht angeben, augenscheinlich entsprechen sie jedoch den Fortsätzen der von Retzius für Analoga der Spinalganglienzellen gehaltenen Zellen. Zu Gunsten dieser Ansicht spricht hauptsächlich

die Teilung dieser Fasern im Rückenmark und in den Wurzeln, wobei die Teiläste zur Peripherie hinziehen, infolgedessen sie im Rückenmark gelegenen Zellen angehören müssen. Gegen die erwähnte Annahme spricht jedoch die Beobachtung, dass, obgleich sich diese Fasern bisweilen auf weite Strecken hin mit Silber imprägnierten, wobei sie an vielen Wurzeln unter Abgabe von Seitenästen verliefen, dieselben auf ihrem Verlauf mit gar keinen Zellen in Berührung traten. In selteneren Fällen konnte im Verlauf dieser Fasern freilich eckige oder unregelmäfsig gestaltene, an Zellen erinnernde Verdickungen wahrgenommen werden; in Anbetracht dessen, dass bei dem Verfahren von Golgi häufig verschieden gestaltene Niederschläge an den Nerven gefunden werden, kann ich die erwähnten Gebilde nicht für Zellkörper, welche den Spinalganglienzellen von Retzius entsprechen könnten, halten.

Die sich nicht teilenden zweiten dünneren Fasern der Wurzeln stellen möglicherweise centrale Fortsätze peripherer Nervenzellen dar. Die dicken Nervenfasern der Wurzeln gehören offenbar den wenigen motorischen Fasern an, welche sich in geringer Zahl den sensiblen Fasern der Wurzeln beigesellen.

Diese bei weitem nicht vollständigen Befunde habe ich bei der Untersuchung der dorsalen Wurzeln mit Hilfe der Methylenblaufärbung vorwiegend jedoch nach Behandlung des Amphioxus nach der Golgimethode erhalten.

Ventrale (motorische) Wurzeln. Bevor ich über die motorischen Wurzeln berichten werde, halte ich es für notwendig festzustellen, dass die Aussenfläche sämtlicher Rumpfmuskeln mit einem einschichtigen Plattenepithel bedeckt ist. Die Grenzen zwischen den Zellen heben sich nach der Färbung mit Methylenblau sehr scharf in Gestalt dunkelblauer gezähnter Linien hervor. Die Zellen sind gewöhnlich von unregelmäfsiger Gestalt, häufig mehr oder weniger in die Länge gezogen, mit je einem verhältnismäfsig nicht grossen runden oder ovalen Kern (Fig. 40).

G. Retzius hat als erster diese Zellen an Präparaten, welche mit salpetersaurem Silber behandelt waren, gefunden, doch hatte er die Kerne nicht gesehen und nahm an, dass diese Zellen unmittelbar unter dem Zylinderepithel der Haut angeordnet sind. Wie oben bereits angegeben, liegen diese Zellen in der That viel tiefer und bedecken die Muskeln des Rumpfes. Zu Gunsten dieses Verhaltens spricht der Umstand, dass an denjenigen Stellen, an denen die ventralen Äste der Spinalnerven herantreten, die Epithelzellen bei einer Tubuseinstellung, welche die Nervenäste deutlich erkennen lässt, undeutlich erscheinen und umgekehrt, infolge dessen sie tiefer als die letzteren gelegen sein müssen. Nicht selten werden mit dem Methylenblau auch einige Muskelfasern und gleichzeitig auch die Grenzen zwischen den Epithelzellen gefärbt, in welchen Fällen wahrgenommen wird, dass die letzteren in Reihen (Bändern), entsprechend dem Verlauf der Muskelfasern, angeordnet sind (Fig. 40b). Schliesslich sind, soviel ich habe beobachten können die Epithelzellen nur in den Körpergebieten des Amphioxus vorhanden, in welchen auch Muskeln sich finden, und überschreiten die Grenze der letzteren nicht. Nach meinen Beobachtungen kleidet das platte Epithel nicht nur die Aussenfläche der Muskeln aus, sondern auch die Innenfläche der Hülle, welche die dicken ventralen Äste der Spinalnerven umgiebt. Die Zellen sind hier, wie aus der Fig. 40c ersichtlich, klein, ihre Ränder sind häufig stark gezähnt. Die Anwesenheit von flachen Epithelzellen auf der epineuralen Scheide weist meiner Meinung nach auf das Vorhandensein, mindest um die dicken Nervenbündel, eines perineuralen Lymphraumes hin.

Da sich die ventralen Wurzeln sowohl mit Methylenblau als auch nach dem Golgi-Verfahren färben, so gelingt es häufig nicht nur die Endigungen der Nervenfasern derselben in den Muskeln, sondern auch ihren Verlauf auf einer gewissen Strecke im Rückenmark zu sehen. Die Dicke der Wurzeln nimmt all-



Fig. 37.

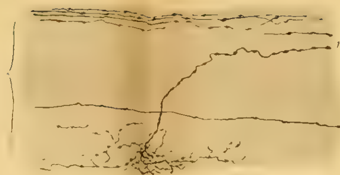


Fig. 39.



Fig. 40.



Fig. 42.



Fig. 38.



Fig. 43.

Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden. *Lichtdruck von C. G. Roder, Leipzig.*

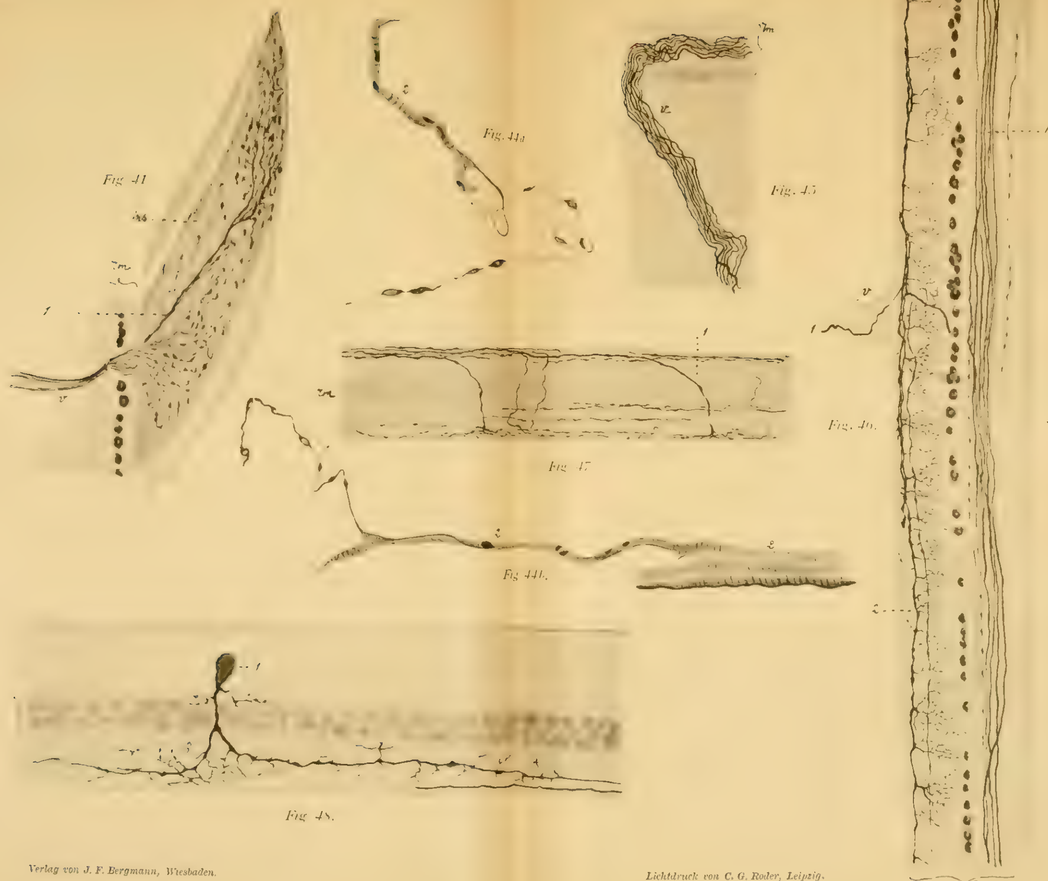
mählich in der Richtung von vorn nach hinten, entsprechend der Grössenzunahme der Muskelsegmente, zu; die grösste Dicke erreichen die ersteren ungefähr in der Mitte des Rumpfes, worauf sie zum Schwanzende hin wieder allmählich an Dicke abnehmen. Eine jede Wurzel besteht aus zwei Ästen — einem dünneren dorsalen — Ramus dorsalis und einem dicken ventralen — Ramus ventralis —, welche beide im Rückenmark gemeinsam entspringen und ungefähr in der Mitte zwischen zwei, ein Muskelsegment abgrenzenden, Myosepta das Rückenmark verlassen. Der dorsale und ventrale Ast einer Wurzel besteht, wie es auch vielen Methylenblaupräparaten wahrzunehmen ist, aus recht dicken glatten Nervenfasern, welche nur selten Varicositäten aufweisen. An Golgipräparaten erscheinen die motorischen Fasern nicht nur bedeutend dicker, sondern auch stark varicös, wobei die spindelförmigen Varicositäten nicht selten eine beträchtliche Grösse erreichen. Der Umstand, dass derartige Varicositäten beständig an Golgipräparaten beobachtet werden, dagegen bedeutend seltener an Methylenblaupräparaten, deutet meiner Meinung nach darauf hin, dass die gröberen derselben Kunstprodukte sind bedingt durch die Einwirkung der Reagentien auf die Fasern.

Nach dem Austritt aus dem Rückenmark dringt der dünne dorsale Ast einer jeden Wurzel von der Innenseite in den oberen (dorsalen) Abschnitt des Muskelsegmentes ein und zieht nach oben und hinten unter beständiger Abgabe einzelner Fasern (Fig. 41); diese letzteren verlaufen in den Zwischenräumen zwischen den Muskelfasern, winden sich mannigfaltig und endigen, wie weiter unten berichtet werden soll, in besonderen motorischen Apparaten. Da sich die Nervenfasern nur allmählich von dem dorsalen Ast absondern und die ersten von ihnen zu den vorderen, die folgenden zu den mehr nach hinten gelegenen Teilen des erwähnten Muskelabschnittes ziehen, so ist es verständlich, dass die, den hintersten Teil eines dorsalen

Astes bildenden Fasern auf einer beträchtlichen Strecke ein recht dickes Nervenbündel darstellen. Nur in dem hintersten Teil des obersten Abschnittes eines Muskelsegmentes zerfällt das Nervenbündel in einzelne Fasern (Fig. 41). Jeder dorsale Ast nimmt infolge dessen die Gestalt eines halbgeöffneten Fächers an, dessen ungeöffneter Teil hinten gelegen ist. Der beträchtlich dickere ventrale Ast einer Wurzel tritt von der Innenseite in den seitlichen Abschnitt des Muskelsegments ein, verläuft zunächst nach unten und etwas nach vorn, beschreibt darauf einen Bogen und zieht weiter nach unten und hinten. Da die Verlaufsrichtung eines ventralen Astes von der Form des seitlichen Abschnittes eines Muskelsegments abhängt, so ist derselbe in dem vorderen und hinteren Rumpfabschnitt des Amphioxus weniger gebogen als in dem mittleren. Auf ihrem Verlauf geben die ventralen Äste, ebenso wie die dorsalen, beständig Fasern in die Muskelsegmente ab, welche zwischen den Muskelfasern hinziehen und sich hierbei in grösserem oder geringerem Mafse winden. Einige Fasern biegen sofort nach ihrem Abgange vom Nervenstämmchen nach oben ab und endigen in den Muskelfasern des oberen seitlichen Abschnittes eines Muskelsegmentes; andere Fasern verlaufen nach aussen, wieder andere nach unten u. s. w., wobei einige Fasern sich dichotomisch in zwei Zweige teilen. Auf diese Weise wird das ganze Muskelsegment von zahlreichen Nervenfasern durchzogen, welche in verschiedenen Teilen des Segmentes in verschiedener Entfernung von der Aussenfläche desselben endigen; die peripheren Enden vieler Fasern erreichen die Aussenfläche und versorgen die Muskelfasern der äussersten Schicht des Segmentes mit motorischen Apparaten. Infolge der allmählichen Abgabe von Fasern zu den Muskeln erhalten die ventralen Äste eines jeden Segmentes das Aussehen eines halbgeöffneten Fächers, mit Ausnahme des hinteren Endabschnittes, welcher sich allmählich in einzelne Fasern auflöst; diese ziehen nach verschiedenen Richtungen in den Zwischenräumen zwischen den Muskelfasern.

Die Endigungsweise der motorischen Fasern ist sowohl an Silberpräparaten als auch insbesondere an Präparaten, welche in Methylenblau gefärbt und in pikrinsaurem Ammonium fixiert worden sind, zu erkennen. Im ersteren Fall gelingt es bisweilen auf Längsschnitten parallel der Seitenfläche oder längs der Rückenseite des Amphioxus die Fasern von ihrer Austrittsstelle aus dem Rückenmark bis zu den Endigungen in den Muskelfasern zu verfolgen (Fig. 42). Auf derartigen Präparaten erscheinen die Fasern, wie bereits oben erwähnt ist, als dicke, glatte, häufiger jedoch als stark varicöse Fäden, welche nach einer grösseren oder geringeren Anzahl Windungen unter allmählicher Verjüngung an eine Muskelplatte (faser) herantreten, woselbst jede Nervenfaser eine verhältnismäfsig grosse kegelförmige Verdickung bildet, dessen Basis unmittelbar der Oberfläche einer Muskelplatte anliegt (Fig. 42). Bisweilen sind nur diese eigenartigen Verdickungen der Nervenfasern braunrot oder schwarz gefärbt, in welchem Fall die Grenze zwischen ihnen und den Muskelplatten deutlich zu erkennen ist. Sehr häufig jedoch färben sich auch gleichzeitig mit den motorischen Apparaten die entsprechenden Muskelplatten; in derartigen Fällen ist die Grenze zwischen beiden — dem motorischen Apparat und der Muskelplatte — äusserst schwer festzustellen, beide stellen gleichsam ein Ganzes dar (Fig. 42). Ein Unterschied ist nur dann wahrnehmbar, wenn die Muskelplatte braun gefärbt ist, die Nervenendigung dagegen schwarz oder umgekehrt. Ist die Muskelplatte braun gefärbt, so offenbart dieselbe mehr oder weniger deutlich die Querstreifung. Bisweilen erscheint ein motorischer Apparat leicht quergestreift, was aller Wahrscheinlichkeit nach vom Druck der benachbarten Muskelplatten auf denselben abhängt. Meine Befunde bestätigen somit die Beobachtungen von Heymans, dem es gelang, die motorischen Endapparate sowohl nach dem Golgi-Verfahren als auch mit Methylenblau zu färben; auf den Figuren bildet Heymans jedoch nur Endapparate aus Golgipräparaten ab.

Das Methylenblau färbt die motorischen Endapparate verhältnismäfsig leicht, besonders in den peripher gelegenen Muskelplatten der Muskelsegmente (Fig. 43). Auf derartigen Präparaten lässt sich erkennen, dass von den dorsalen oder ventralen Ästen der motorischen Wurzeln sich allmählich Fasern absondern, welche, wie aus der Fig. 43 ersichtlich, sich auf dem Verlauf zwischen den Muskelfasern mannigfaltig winden und alsdann auf der Oberfläche einer Faser in Form eines mehr oder weniger hohen Kegels endigen (Fig. 43 und 44). Letzterer färbt sich mit Methylenblau ebenso intensiv wie die Nervenfaser selber, erscheint homogen und hebt sich mehr oder weniger deutlich von der Muskelfaser ab, je nachdem ob letztere gefärbt oder ungefärbt ist. Im ersteren Fall ist der Kegel, ebenso wie auf Golgipräparaten, durch die Abwesenheit einer Querstreifung von der Muskelfaser zu unterscheiden. Auf meinen Präparaten habe ich nicht selten die Basis dieser motorischen Apparate sehen können, wobei ich mich überzeugt habe, dass derselbe keine Verdickung oder Platte darstellt, sondern einen seitlich etwas zusammengedrückten Kegel, dessen Grundfläche der Oberfläche der Muskelplatte anliegt (Fig. 43 und 44). Derselbe könnte somit »motorischer Endkegel« genannt werden. Bei der Vergleichung zweier Endkegel, von denen der eine nach Golgi der andere mit Methylenblau gefärbt ist, bei gleicher Vergrösserung lässt sich leicht feststellen, dass der erstere ein Gebilde von beträchtlicher Grösse ist, an dem nicht selten eine Querstreifung wahrgenommen wird, während der zweite bedeutend kleiner und homogen oder körnig ist. Die beigegebenen Figg. 42, 43 und 44 illustrieren am besten diese Unterschiede. Eine derartige Verschiedenheit der Grösse und teilweise auch der Struktur eines Nervenapparates bei verschiedener Färbung desselben ist meiner Meinung dadurch zu erklären, dass bei dem Golgi-Verfahren die Verdickung der Faser sowie der motorischen Endkegel der grossen Menge des Silberniederschlags oder


Fig. 41
Fig. 44a
Fig. 45
Fig. 46.
Fig. 47
Fig. 44b.
Fig. 48.

dem Umstande zuzuschreiben ist, dass fast alle Mal mit dem Kegel auch die anliegenden Abschnitte der Muskelplatte mitgefärbt werden; zu Gunsten der letzteren Annahme spricht auch die Querstreifung des grösseren Teils des Kegels; ausgenommen ist die Spitze desselben, welche somit an den Golgipräparaten den wirklichen Nervenapparat darstellt, während die übrige Masse der Muskelplatte angehört. Eine Bestätigung dieser Annahme bildet auch der Umstand, dass der obere Teil des Kegels gewöhnlich dunkler, in seltenen Fälle sogar vollkommen schwarz gefärbt erscheint. Aus dem Gesagten folgt somit, dass die von Heymans gegebenen Abbildungen, sowie meine den Golgipräparaten entnommenen Figuren nicht den Thatsachen entsprechen.

Die Frage nach dem Verlauf der motorischen Fasern im Rückenmark, sowie welchen Zellen dieselben entstammen, ist, so viel mir bekannt, bis jetzt noch nicht entschieden. Retzius giebt an, dass an der Austrittsstelle einer jeden Wurzel aus dem Rückenmark ein kleiner, im optischen Durchschnitt körniger Vorsprung vorhanden ist, in welchem diese Fasern sich verlieren. Das körnige Aussehen dieses Vorsprungs ist nach der Meinung von Retzius dadurch bedingt, dass derselbe aus sich verflechtenden Nervenfibrillen besteht; nachdem sich die motorischen Fasern in diesem Vorsprung in äusserst dünne Fäserchen verwandelt haben, treten sie als solche wahrscheinlich in das Rückenmark ein. Auf Grund seiner Beobachtungen nimmt Heymans an, dass die motorischen Fasern ihren Ursprung von Zellen, die den Riesenzellen von Retzius analog sind, nehmen, er ist der Meinung, dass einige der Ästchen, in welche das Ende des Hauptfortsatzes dieser Zellen zerfällt, in die motorischen Wurzeln eintreten, somit zu motorischen Fasern werden: »nous croyons qu'une on plusieurs de ces ramifications se continuent dans la fibre radiculaire motrice (fig. 62, pl. IX)« (l. c. p. 66). Die Figuren von Heymans sind jedoch, wie

Retzius mit Recht bemerkt, dermafsen wenig beweiskräftig, dass sie nur die Vorzüge des Golgi-Verfahrens schmälern können.

An meinen nach dem Verfahren von Golgi behandelten Präparaten habe ich feststellen können, dass die motorischen Fasern, ohne sich in einzelne Fäden aufzulösen und ohne irgendwelche Netze zu bilden, unmittelbar in den ventralen Teil des Rückenmarks und zwar von der äusseren Fläche desselben eindringen, wobei sie sich an der Eintrittsstelle etwas verjüngen, alsbald jedoch von neuem als beträchtlich dicke glatte oder varicöse Fasern darstellen. Nachdem sie in mehr oder weniger starken Bündeln in das Rückenmark eingetreten sind wenden sie sich, wie es auch an Methylenblaupräparaten leicht zu erkennen ist, in einem Bogen nach hinten zum Schwanzteil des Tieres, wobei sie auf der ventralen Seite des Markes auf eine längere Strecke hin verfolgt werden können (Fig. 45 und 46). Einige dieser Fasern biegen von unten um den Centralkanal herum und ziehen von rechts nach links resp. von links nach rechts herüber, stellen somit gewissermafsen Kommissurenfasern dar (Fig. 47). Leider ist es mir jedoch nicht gelungen, die motorischen Fasern bis zu ihrem Ursprung von irgend welchen Zellen zu verfolgen.

Die von Retzius ausführlich und genau beschriebenen Riesenzellen färben sich im Vergleich mit anderen Zellen verhältnismäfsig leicht mit Silber infolge dessen ich den Verlauf ihres Hauptfortsatzes auf weite Strecken verfolgen konnte, derselbe erscheint in Gestalt einer recht dicken, mit spindelförmigen Verdickungen besetzten Faser, welche auf ihrem Verlauf eine grosse Anzahl Seitenäste (Collateralen) abgiebt (Figg. 46, 48 und 49), die ihrerseits in Gestalt feiner Fäden nach allen Richtungen — nach innen, nach aussen, nach oben und nach unten abgehen und nach kurzem Verlauf in eine Menge sich abermals teilender varicöser Fädchen zerfallen. Auf parallel zum Rücken des Tieres gerichteten Schnitten lässt sich häufig erkennen, dass

diese Fasern zu beiden Seiten des Centralkanals verlaufen, dass sie somit in den Seitenteilen des Rückenmarks angeordnet sind, wobei sie auf ihrem gesamten Verlauf Collateralen abgeben (Fig. 49). Von diesen letzteren erreichen viele unter fortgesetzter Teilung beinahe die äusserste Peripherie des Rückenmarks, wo sie in eine grosse Zahl feiner Endäste zerfallen, welche sich untereinander verflechten und einen dichten Plexus bilden. Den Hauptfortsatz der Riesenzellen konnte ich in einigen Präparaten auf sehr weite Strecken verfolgen, wobei derselbe, sich allmählich (wenn auch in geringem Mafse) verjüngend, schliesslich in eine grosse Zahl sich vielfach teilender und unter einander verflechtender, feiner Ästchen und Fäden zerfällt (Fig. 50). Derartige Endverzweigungen des Hauptfortsatzes von Riesenzellen sind sowohl im mittleren als auch im Schwanzteil des Rückenmarks vorhanden.

Heymans hat offenbar desgleichen die Endverzweigungen des Hauptfortsatzes der Riesenzellen gesehen, doch kann leider aus den beigegeben Figuren (Taf. XII, Fig. 55) keine Vorstellung von den Endigungen gewonnen werden. Heymans nimmt ausserdem an, dass einige Ästchen dieser Endverzweigungen in die motorischen Wurzeln eintreten. Auf Grund meiner Beobachtungen bin ich der Meinung, dass die Endverzweigungen des Hauptfortsatzes der Riesenzellen keine Beziehung zu den motorischen Wurzeln haben und aus dem Rückenmark nicht heraustreten.

In Berücksichtigung der mitgeteilten Befunde ist somit anzunehmen, dass die motorischen Fasern ihren Ursprung nicht von den Riesenzellen, sondern von anderen Zellen des Rückenmarks nehmen; möglicherweise gehören hierzu diejenigen von mir gefundenen runden oder ovalen Zellen, welche in der Nähe des Centralkanals gelagert sind. Von derartigen Zellen entspringt in der Mehrzahl der Fälle ein recht dicker Fortsatz, welcher nach Abgabe einiger kurzen Seitenäste zur Peripherie

zieht und nach kürzerem oder längerem Verlauf sich T-förmig in zwei Äste teilt. Der eine derselben ist kurz und zerfällt alsbald in eine grosse Zahl sich gleichfalls teilender Ästchen, während der andere lange und dickere, ohne sich zu verzweigen parallel der Längaxe des Markes hinzieht und nicht selten auf weite Strecken von der Zelle verfolgt werden kann. Diese Äste gleichen sehr denjenigen dicken Fasern, welche mit den Hauptfortsätzen der Riesenzellen von Retzius verlaufen; sie unterscheiden sich von ihnen nur durch ihre geringere Dicke und und durch das offenbare Fehlen von Seitenästen (Fig. 46). Diese Fasern bilden mit den Hauptfortsätzen der Riesenzellen die Hauptfasermasse des ventralen Teiles des Rückenmarks; ihnen gesellt sich nur eine geringe Menge feiner varicöser Fasern, welche auch in den motorischen Wurzeln verlaufen und den oben beschriebenen sensiblen Fasern gleichen.

Schliesslich muss noch erwähnt werden, dass im vordersten Rückenmarksende eine Anhäufung multipolarer Zellen gelagert ist, in Folge dessen die Annahme zulässlich ist, dass dieser Rückenmarksteil gewissermafsen dem Gehirn analog ist.

Am Schlusse meiner Arbeit angelangt, bin ich mir durchaus bewusst, dass mit ihr die Frage nach dem peripheren und um so mehr dem centralen Nervensystem lange nicht erschöpft ist. der Mangel an Material gestattete es mir jedoch nicht, die Frage in allen Einzelheiten zu bearbeiten. Bei der nächsten Gelegenheit hoffe ich nichtsdestoweniger die Lücken auszufüllen.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemein gültige Figurenbezeichnungen.

I—LXVI. dorsale (sensible) Nervenpaare; v. = ventrale Wurzeln; d. = dorsale Wurzeln; rd. = rami dorsalis; rv. = rami ventrales; rc. = r. cutanei; rvd. = rami viscerales descendentes; rva. = rami viscerales ascendentes; rcv. = rami cutanei ventrales; ms. = Muskelsegmente; r. — rostrum; v. velum; t. = Tentakel; sc. = Scelett der Tentakel; o. = Mundrand; ep. = Epithelknospen; enp. = äusseres Nervengeflecht; inp. = inneres Nervengeflecht; zp. = Zwischennervengeflecht; pa. = porus abdominalis; end. = Teil des Enddarms mit dem anus (a); q. = Zellen von Quatrefages; ch. = chorda; rm. = Rückenmark.

Sämtliche Figuren sind vermittelst der Oberhäuser'schen Zeichenkammer angefertigt worden.

Fig. 1. Ein Teil des Kopfes vom Amphioxus von der linken Seite: 1. oberflächliche Äste, welche das äussere Nervengeflecht bilden; 2. tiefe Äste, welche das innere Nervengeflecht bilden; 3. tiefe Aeste, welche von der linken Seite der Mundhöhlenwand zur rechten hinüberziehen; 4. Äste zum velum; 5. Nervenring. Methylenblau. Obj. A. Zeiss.

Fig. 2. Der hintere Teil des mittleren Rumpfabschnittes, linke Körperseite. Methylenblau. Obj. 2 Reichert.

Fig. 3. Schwanzteil, linke Seite. Methylenblau. Obj. 1a Reichert.

Fig. 4 und 5. Austritt der dorsalen Wurzeln aus dem Rückenmark. Methylenblau. Obj. A. Zeiss.

Fig. 6: a, b, c, d. Vordere Kopfabschnitt des Amphioxus. Anomalien des I., II., III. Spinalnervenpaares. Methylenblau. Fig. a ist mit Obj. A. Zeiss gezeichnet, die übrigen Figuren mit demselben Objectiv, dessen Frontallinse abgeschraubt worden war.

Fig. 7, 8a und b, 9. Vordere Kopfabschnitt eines Amphioxus. Anomalien der ersten fünf Nervenpaare: 1) eines der im Verlauf des I. und II. Nervenpaares angeordneten besonderen Gebilde (conf. Text.). Methylen-

blau. Obj. A. Zeiss mit abgeschraubter Frontallinse. Fig. 8a stellt die rechte, Fig. 8b die linke Kopfseite des Tieres dar.

Fig. 10. Randteil der Mundhöhlenwand mit drei Tentakeln. Es ist ein Teil des äusseren Nervengeflechtes mit den von demselben zu den Tentakeln verlaufendén Ästchen sichtbar. 1. Nervengeflecht in den Tentakeln. In den Epithelknospen sind die peripheren Nervenzellen sichtbar. Methylenblau. Obj. 4 Reichert.

Fig. 11. Randteil der linken Mundhöhlenwand. Es ist ein Teil der inneren und des Zwischengeflechtes, sowie ein Teil des Nervenringes (1), welcher Ästchen zu den Tentakeln und für die Bildung des inneren Geflechtes entsendet sichtbar. Obj. C. Zeiss.

Fig. 12. Teil eines Tentakels mit dem Nervengeflecht, welches vorwiegend von Ästen des äusseren Geflechtes gebildet wird. Methylenblau. Obj. 5 Reichert.

Fig. 13. Ein Teil des Kopfes eines Amphioxus; das Nervengeflecht im velum (1), welches von tiefen Ästen (2) des V., VI. und VIII. Nervenpaares gebildet wird. Methylenblau. Obj. A. Ziss.

Fig. 14 und 15. Unterer Bauchteil des mittleren Rumpfabschnittes vom Amphioxus. Das ventrale Grundnervengeflecht (1) mit den sich von ihm absondernden dünnen Ästchen, welche das zweite dichte Nervengeflecht (2) bilden; letzteres umflicht den queren (Bauch) Muskel; auf Fig. 15 das letztere Geflecht bei stärkerer Vergrösserung gezeichnet. Methylenblau. Fig. 14 mit A. Zeiss gezeichnet, Fig. 15 mit Obj. 6 Reichert.

Fig. 16. Ein Teil des mittleren Rumpfabschnittes vom Amphioxus. Es ist ein Teil des ventralen Grundgeflechtes (1) und die zu den Kiemenbögen ziehenden Ästchen (2) sichtbar. Methylenblau. Obj. A. Zeiss.

Fig. 17a und b. Nervengeflecht in den Kiemenbögen. Golgiverfahren. Fig. a mit Obj. C. Zeiss, Fig. b mit Obj. 6 Reichert gezeichnet.

Fig. 18a und b. Nervenzellen auf den Verlauf der Nervenästchen, welche das Geflecht in den Kiemenbögen bilden. Fig. a stellt einen Teil des oberen Abschnittes des Kiemenkorbes dar. Golgiverfahren. Obj. 6 Reichert.

Fig. 19a, b und c. Fig. a und b viscerale Äste des XLII.—XLVI. Spinalnervenpaares zum Enddarm; die Ästchen d verlaufen in den Zwischenräumen zwischen den Muskelsegmenten und begeben sich alsdann zum Darm. Fig. c stellt eine Anastomose (c) der ventralen Äste des LX. und LXI. Spinalnervenpaares dar. Methylenblau. Obj. A. Zeiss.

Fig. 20. Vordere Rumpfabschnitt des Amphioxus, gefärbt mit Methylenblau. Es sind die Spinalganglienanlagen (s) sichtbar, sowie die dem Anfangsteil des II. Nervenpaares angelagerten Gebilde (1). Obj. 3 Reichert.

Fig. 21. Teil des mittleren Rumpfabschnittes des Amphioxus von der Rückenseite gesehen. Spinalganglienanlagen (s) im Verlauf der dorsalen und ventralen Äste des Spinalnerven. Methylenblau. Obj. A. Zeiss.

Fig. 22a, b, c. und d. Spinalganglienanlagen (Analoga der Spinalgangl.) auf dem Verlauf der Spinalnerven des mittleren Abschnittes vom Amphioxus. 1. Den Spinalganglienzellen analoge Elemente; 2. Kerne. Methylenblau. Alle Fig. mit Obj. C. Zeiss, ausschliesslich Fig. d, welches mit der homog. Immers. $^{1}/_{12}$ Zeiss gezeichnet worden ist.

Fig. 23. Ein Teil des Kopfes vom Amphioxus. s. Spinalganglienanlagen und eines der besonderen Gebilde (1) an einem Ästchen des II. Nervenpaares. Methylenblau. Obj. 3 Reichert.

Fig. 24a und b. Fig. a. Randteil des Rostrums. 1. Nervenästchen mit den an ihnen sitzenden Zellen von Quatrefages; 2. Kerne auf dem Verlauf der Nervenästchen; 3. Kapsel mit angelagerten Kernen (2[1]). Methylenblau, Ammoniummolybdat mit Osmiumsäure.

Fig. b. Nervenästchen mit Zellen von Quatrefages. Methylenblau, Ammoniumpicrat mit Osmiumsäure. Beide Präparate mit Obj. E. Zeiss gezeichnet.

Fig. 25 und 26. Die besonderen Gebilde (conf. Text), welche bisweilen auf dem Verlauf des I. und II. Spinalnervenpaares angetroffen werden. Methylenblau. Fig. 26 mit Obj. 6, Fig. 27 mit Obj. 3 Reichert gezeichnet.

Fig. 27. Geflecht, gebildet von den Verzweigungen der rami cutanei ventrales der Spinalnerven. Teil der Bauchregion vom Amphioxus. Methylenblau. Obj. A. Zeiss.

Fig. 28. Verzweigungen der rami cutanei ventrales, welche das subepitheliale Nervengeflecht bilden. 1. Hautepithel; 2. Stellen des strahlenförmigen Zerfalls der Nervenästchen in feine Ästchen und Fäden nach dem Durchtritt durch die struckturlose Schicht der Haut, letztere bilden das subepitheliale Geflecht; 3. interepitheliale Nervenfäden. Methylenblau. Obj. 8a Reichert.

Fig. 29. Teil eines Durchschnittes der Haut vom Kopf eines Amphioxus mit dem dieselbe bedeckenden Epithel: 1. periphere Nervenzellen; 2. interepitheliale Nervenfäden; 3. Nervenäste in der Haut. Methylenblau. Obj. 9 Reichert.

Fig. 30. Teil des rostrums. 1. Epithel; 2. periphere Nervenzellen; 3. Nervenästchen; 4. Zellen von Quatrefages. Methylenblau, Ammoniummolybdat mit Osmiumsäure. Obj. 9 Reichert.

Fig. 31. Teil eines Tentakels. Es sind die Epithelknospen mit den dieselben zusammensetzenden Nervenzellen (1) sichtbar, letztere auch in dem die Zwischenräume zwischen den Knospen auskleidenden Epithel. Methylenblau, Ammoniumpicrat. Obj. 5 Reichert.

Fig. 32a, b und c. Fig. a mittlere Teil eines Tentakels; Fig. b Tentakelende; Fig. c Epithelknospe. 1. Periphere Nervenzellen; 2. Epithel; 3. Nervenästchen. Methylenblau, molybdänsaures Ammonium mit Osmiumsäure. Obj. 9 Reichert.

Fig. 33. Flimmer- (Riech-) Grübchen mit dem an dasselbe herantretenden Nervenstämmchen (1). Osmiumsäure mit Picrocarmin. Obj. C. Zeiss.

Fig. 34. Teil des vorderen Körperendes eines Amphioxus; rechte Körperseite. Verlauf der Nervenfasern der ersten drei Nervenpaare im Rückenmark. Methylenblau. Obj. C. Zeiss.

Fig. 35. Austritt der dorsalen Wurzeln aus dem Rückenmark. 1. Hautepithel. Längsschnitt. Golgiverfahren. Obj. C. Zeiss.

Fig. 36. Verlauf sensibler Fasern im Rückenmark und ihre Teilung (1) in den dorsalen Wurzeln. Schwanzabschnitt vom Amphioxus, Längsschnitt. Golgiverfahren. Obj. C. Zeiss.

Fig. 37. Austritt der dorsalen Wurzeln aus dem Rückenmark: 1. dünne (sensible) und 2. dicke (motorische) Nervenfasern. Schwanzteil des Rückenmarks. Längsschnitt. Golgiverfahren. Obj. C Zeiss.

Fig. 38. Teilung der sensiblen Fasern (1) im Rückenmark und Eintritt derselben in die dorsalen Wurzeln. Schwanzteil des Rückenmarks. Längsschnitt. Golgiverfahren. Obj. C. Zeiss.

Fig. 39. Endigung einer sensiblen Faser (1) im Rückenmark. Längsschnitt. Golgiverfahren. Obj. C. Zeiss.

Fig. 40a, b und c. Fig. a und b. Plattenepithel auf der äusseren Fläche der Rumpfmuskeln. Fig. c. Dasselbe Epithel auf der inneren Fläche der Spinalnervenhülle. 1. Muskelfasern; 2. Nervenstämmchen. Methylenblau. Obj. E. Zeiss.

Fig. 41. Verzweigungen des dorsalen Astes (1) des XVII. motorischen Nervenpaares in dem oberen Teil eines Muskelsegmentes. Methylenblau. Obj. A. Zeiss. Halbausgezogener Tubus.

Fig. 42. Endigungen (1) motorischer Nervenfasern in den Rumpfmuskeln. Golgiverfahren. Obj. C. Zeiss.

Fig. 43. Endigungen motorischer Fasern (1) des ventralen Astes eines dorsalen Nerven in einem seitlichen Muskelsegment. 2. Muskelfasern. Methylenblau. Obj. C. Zeiss.

Fig. 44a und b. Endigungen motorischer Nervenfasern (1) in Muskelfasern des Rumpfes. Methylenblau. Obj. E. Zeiss.

Fig. 45. Austritt einer ventralen Wurzel (v) aus dem Rückenmark. Methylenblau. Obj. C. Zeiss.

Fig. 46. Teil eines Längsschnittes aus dem mittleren Abschnitt des Rückenmarks. 1. Motorische Nervenfasern; 2. Fortsätze der Riesenzellen von Retzius mit Collateralen. Golgiverfahren. Obj. A. Zeiss.

Fig. 47. Teil eines Längsschnittes aus dem Schwanzabschnitt des Rückenmarks. 1. Dicke (motorische) Nervenfasern, welche von einer Seite des Rückenmarks auf die andere hinüberziehen und mit Verzweigungen endigen. Golgiverfahren. Obj. A. Zeiss.

Fig. 48. Teil eines Längsschnittes des Rückenmarkes parallel der Seitenfläche des Körpers eines Amphioxus. Riesenzellen von Retzius mit Fortsätzen (1). Golgiverfahren. Obj. C. Zeiss.

Fig. 49. Teil eines Längsschnittes des Rückenmarks. 1. Fortsätze der Riesenzellen von Retzius mit Collateralen. Golgiverfahren. Obj. A. Zeiss.

Fig. 50. Teil eines Längsschnittes durch den Schwanzabschnitt des Rückenmarks. 1. Endigung des Fortsatzes einer Riesenzelle von Retzius. Golgiverfahren. Obj. A. Zeiss. Halbausgezogener Tubus.

Auf Fig. 35, 36, 37, 38, 39, 46, 47, 48, 49 und 50 ist das Rückenmark im Längsschnitt parallel dem Rücken des Amphioxus dargestellt.

Anmerkung. Die Figg. 1, 2, 3, 4, 5, 6a, b, c, d, 7, 8a, b, 9, 10, 11, 13, 19a, b, c, 20, 21, 27, 34, 35, 36 sind bei der Wiedergabe der Zeichnungen verkleinert worden.

BEOBACHTUNGEN

AN

JUNGEN MENSCHLICHEN EIERN.

VON

F. MARCHAND,

LEIPZIG.

Mit 13 Figuren auf den Tafeln XXX/XXXIV u. 6 Textfiguren.

Die nachstehenden Beobachtungen waren, soweit sie sich auf die Eier Nr. 1 und 2 beziehen, bereits vor einigen Jahren zur Veröffentlichung niedergeschrieben; doch wurde ich durch andere Aufgaben an dem Abschluss verhindert[1]. Seitdem hat sich der Stand der hier erörterten Fragen durch neue wichtige Untersuchungen geändert; ich selbst war in der Lage, den beiden früheren Fällen die Beschreibung eines sehr jungen Eies im Uterus hinzuzufügen, und werde nunmehr meine früheren Aufzeichnungen in abgekürzter Form in Verbindung mit der neuen Beobachtung mitteilen. Wenn dieselben auch vielleicht manchem nicht viel neues bringen, so hoffe ich doch, dass sie zur Klärung der noch immer stark von einander abweichenden Ansichten über wichtige Punkte der menschlichen Placentarbildung etwas beitragen können. Über die Ergebnisse habe ich bereits in der Versammlung der anatomischen Gesellschaft zu Halle a. S. berichtet[2].

Diejenige Frage, welche jetzt im Vordergrunde des Interesses steht, ist die, wie sich das menschliche Ei bei seiner Einbettung im Uterus zur Schleimhaut verhält, eine Frage, die nur durch direkte Beobachtung möglichst junger Eier im Uterus zu lösen

[1] Eine kurze Notiz über die beiden Eier No. 1 und 2, findet sich in den Sitzungsberichten der Gesellschaft zur Beförderung der Natur- und Heilkunde zu Marburg vom 5. August 1898.

[2] S. Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft. 1902.

ist. In engem Zusammenhang damit steht die noch immer nicht übereinstimmend beurteilte Bildungsweise des epithelialen Überzuges des Chorion; ferner die Frage nach der Entstehung und dem Inhalte des intervillösen Raumes.

Für die Untersuchung des Chorion-Epithels erwies sich besonders das Ei Nr. 1 wegen seines guten Erhaltungszustandes und der Konservierung in Flemmingscher Lösung geeignet, während für die übrigen Fragen hauptsächlich das Ei Nr. 3 von Wichtigkeit war.

Ich werde zunächst die Beschreibung dieser drei Objekte voranstellen.

Fall I. Junges menschliches Ei mit Fruchtkapsel.

Das Ei wurde zwischen einigen Deciduafetzen gefunden, welche durch Ausschabung aus dem Uterus einer 33 jährigen Frau in der gynäkologischen Klinik zu Marburg erhalten und dem pathologischen Institut zur Untersuchung zugesandt worden waren. (28. VI. 1895.) Leider war das Ei, bevor es in meine Hände gelangte, durch Abschneiden eines kleinen Stückes verletzt worden, so dass die ursprüngliche Grösse nicht mehr ganz genau angegeben werden kann. Der Defekt ist aber nur unbedeutend. Das Ei war bereits durch das Ausschaben aus der Kapsel herausgelöst worden und war durch Blut und Gewebsfetzen verdeckt. Es wurde sofort nach dem Auffinden in Flemming'scher Lösung fixiert und sodann durch meinen damaligen Assistenten, Herrn Dr. Pels Leusden in eine kontinuierliche Rehe von höchstens 10 μ dicken Schnitten (nach Celloidin-Einbettung) zerlegt und mit Saffranin gefärbt. Die Eikapsel war, bis auf eine Zerreissung des basalen Teiles noch im Zusammenhang erhalten, und wurde mit der angrenzenden Decidua vera in Sublimat und Alkohol gehärtet. Die Kapsel bildete eine ungefähr halbkugelige Vorwölbung von der Grösse einer halben kleinen Kirsche, mit glatter Oberfläche, etwas derber Konsistenz; die Höhle war leer, ihre Innenfläche glatt. (S. u.)

Genaue Angaben über das Alter des Eichens lassen sich leider nicht machen, da die letzte Periode angeblich schon vor sechs Wochen stattgehabt hatte; fünf Tage vor der Ausschabung waren mässige Blutungen aufgetreten. Wahrscheinlich hatte also um diese Zeit die Ablösung des Eies begonnen. Dennoch war das Chorion-Epithel vorzüglich erhalten.

Der Grösse nach kann das Ei wohl höchstens 14 Tage alt gewesen sein [1]). Da dasselbe, wie erwähnt, vor der Härtung absichtlich nicht von der umgebenden blutigen Flüssigkeit befreit worden war, waren die das Ei allseitig umgebenden Zöttchen grösstenteils in eine geronnene Masse eingebettet. Der Durchschnitt des ganzen Eirestes hat eine grösste Länge von ca. 8 mm, bei einer Breite von 4—5 mm; die Mitte wird durch die zusammengefallene, an einer Seite offene Eiblase von 5—6 mm Länge eingenommen. (S. Fig. 1). Die Länge der nur wenig verästelten Zöttchen beträgt ungefähr 1,5 mm.

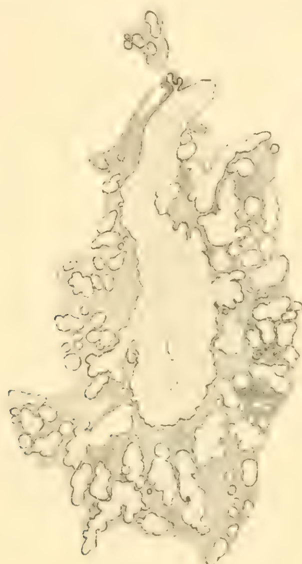


Fig. 1.

Die beiden Schichten des Chorion-Epithels sind an der Oberfläche der Zöttchen überall deutlich zu unterscheiden. Die äussere Lage, das Syncytium, ist mit sehr zahlreichen, fast regelmässig runden Fetttröpfchen durchsetzt, und an den meisten Stellen mit einem Bürstenbesatz versehen. Die Kerne sind im allgemeinen ziemlich dunkel tingiert, granuliert und oft etwas gezackt. Sehr erhebliche Grössenunterschiede kommen an den Kernen nicht vor; Mitosen sind darin an keiner Stelle zu finden.

Die hellen blasenförmigen Zellen der Langhans'schen Zellschicht grenzen sich von dem dunkler gefärbten Syncytium durchweg sehr

1) Es würde das mit der Annahme übereinstimmen, dass das befruchtete Ei von dem Termin der letzten, nicht mehr eingetretenen Periode herrührte.

scharf ab. Die Zellen sind von einer feinen Membran umgeben, die den hellen Inhalt einschliesst. Die Anordnung dieser Zellen ist aber an verschiedenen Teilen der Zöttchen sehr verschieden und scheint in einer bestimmten Beziehung zur Ausbildung des syncytialen Überzuges zu stehen. Drei verschiedene Stadien habe ich in Taf. XXX Fig. 1 ABC möglichst naturgetreu dargestellt. Fig. 1 A zeigt ein verhältnissmässig dickes Syncytium mit sehr deutlich ausgebildetem Bürstenbesatz. Die Dicke beträgt durchschnittlich 0,028 mm, die Höhe des Besatzes 0,003 mm, die Kerne liegen ziemlich regellos. Die Zellen der Zellschicht sind durch grössere und kleinere Zwischenräume von einander getrennt und von ziemlich verschiedener Grösse. In den Zwischenräumen sitzt das Syncytium unmittelbar dem Zottenstroma auf. In Fig. 1 B ist die Dicke des Syncytium erheblich geringer; der Bürstenbesatz ist ebenfalls niedriger und bildet einen ziemlich kontinuierlichen Streifen mit undeutlichen Härchen. Die Zellen der Zellschicht sind dichter aneinandergedrängt, nicht sehr gross, rundlich, und stellenweise durch pfeilerartige Fortsätze des Syncytium von einander getrennt. Die Kerne des letzteren bilden eine fast regelmässige Reihe. In Fig. 1 C ist das Syncytium sehr stark verschmälert, durchschnittlich 0,004 mm dick, intensiver gefärbt, ohne Bürstenbesatz; die Kerne sehr dunkel und homogen, mit ihrer Längsachse parallel der Oberfläche gelagert. Die Zellen der Zellschicht sind sehr gross und regelmässig ausgebildet, durch gegenseitigen Druck mehr kubisch geformt, von 0,015 mm Höhe. Nirgends dringt das Syncytium zwischen ihnen bis an das Stroma heran.

Das Stroma der Zotten grenzt mit einem äusserst feinen Saume an die Zellkörper der Zellschicht; retrahiert sich das Stroma, so trennt sich die Zellschicht von diesem Saum, der zwischen den aneinanderstossenden Zellen kleine zackenförmige Vorsprünge bildet. Sehr viel seltener erfolgt eine Trennung zwischen Zellschicht und Sycytium.

Die Kerne der Zellschichtzellen sind im allgemeinen heller, als die des Syncytium, deutlicher bläschenförmig und oft grösser als jene, doch kommen in dieser Beziehung Verschiedenheiten vor. Im ganzen scheint die Grösse der Kerne mit der der Zellen zuzunehmen, wie ein Vergleich der 3 Figuren ebenfalls zeigt. Zugleich sind auch die grössten Kerne mit den grössten Nukleolen versehen. Mitosen sind in ihnen nicht selten. Der Unterschied in der Beschaffenheit der Kerne, des Syncytium und der Zellschicht ist indess nicht so gross, wie zuweilen angegeben wird, und, wie sich aus dem Vorstehenden deutlich ergiebt, augenscheinlich dem Wechsel unterworfen. Es kommen unter den Kernen der Zellschicht solche vor, die sich thatsächlich nicht von denen des Syncytium unterscheiden; die Vergrösserung, die Aufhellung entspricht allem Anscheine nach ebenso einem Quellungszustand, einer Aufnahme von flüssigem Material, wie bei den Zellen, also einer funktionellen oder degenerativen Veränderung.

Auch die verschiedene Ausbildung des Bürstenbesatzes deutet auf funktionelle Zustände, denn der Bürstenbesatz des Syncytium hat ebenso wie an anderen Epithelien (besonders denen der Niere) entweder eine Bedeutung für Resorptions- oder (weniger wahrscheinlich) für Sekretionsvorgänge.

An der Spitze einiger Zotten und zwischen den Zotten finden sich an jedem Schnitt mehrere sogenannte Zellknoten. Einige dürften Haftzotten entsprechen, die meisten sind aber sicher nicht in Verbindung mit der Fruchtkapsel gewesen, wie aus ihrer centralen Lage und ihrer Form hervorgeht. Die Zusammensetzung der Zellknoten entspricht den bekannten Schilderungen. Ihre hellen polyedrischen Zellen hängen mit denen der Zellschicht zusammen, welche hier stets besonders lebhafte Proliferationserscheinungen, zahlreiche Mitosen in allen Stadien erkennen lassen. Sie werden umgeben von Fortsetzungen des syncytialen Überzuges, von welchem auch zwischen den hellen Zellen Teile vorkommen. Was die Frage des gegenseitigen Verhältnisses dieser beiden Bestandteile der Zellknoten anlangt, so finden sich nicht selten Bilder, welche den Darstellungen von Kastschenko[1]) und von Aschoff[2]) entsprechen und auf einen Übergang der syncytialen Teile in die abgegrenzten Zellen hindeuten: Bildung von Vakuolen im Protoplasma, Zusammenfliessen der Vakuolen in der Umgebung der Kerne; Bildung feiner Septa zwischen den einzelnen Zellgebieten. (Fig. 4—6). Auch die feinen Fetttröpfchen des Syncytium treten an der Grenze in den hellen Zellkörpern auf. Nicht selten bleibt zwischen den abgegrenzten Zellen ein schmaler Streifen von syncytialem Protoplasma oder auch ein feines Netzwerk, welches helle Vakuolen einschliesst, Bilder, die man irrtümlicherweise gegen die epitheliale Natur der Zellen zu verwerten gesucht hat. Nicht selten treten unregelmässig gestaltete homogene Schollen und Klümpchen in und zwischen der syncytialen Masse auf, welche sich durch ihre intensiv rote Saffraninfärbung auszeichnen, und augenscheinlich aus einer geronnenen fibrinähnlichen Substanz bestehen.

Der syncytiale Überzug der Zotten bildet sehr häufig die bekannten knospen- und keulenförmigen Wucherungen mit dicht gedrängten Kernen. Oft kommen auch ganz freie kugelige Gebilde zwischen den Zotten vor, die ebenso wie die Sprossen mit Fetttröpfchen und oft mit deutlichem Bürstenbesatz versehen sind, Abschnitte von kolbigen Fortsätzen.

Der bindegewebige Teil des Chorion besteht aus dem bekannten zartfaserigen Gewebe mit hyaliner Intercellularsubstanz und

---

1) Das menschliche Chorion-Epithel; Archiv f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. 1885. S. 451.

2) Über bösartige Tumoren der Chorionzotten; Archiv f. Gynäkologie. Bd. 50, 1896.

eingelagerten spindelförmigen und verästelten Zellen, deren Kerne meist ziemlich blass, bläschenförmig, länglich oder rund sind. In den peripherischen Teilen ist das Stroma dichter, nach dem Centrum lockerer, wie aufgefasert, so dass eine eigentliche scharfe Abgrenzung der Eihöhle oft nicht deutlich ist. Wo sie erkennbar ist, bildet sie einen feinen Saum mit etwas regelmässig angeordneten Kernen.

Im Stroma der Zotten verlaufen zahlreiche unverkennbare Blutgefässchen aus Doppelreihen von Endothelzellen mit Verästelungen und spitzen Ausläufer bestehend. Sie enthalten jedoch keine wohl erhaltenen roten Blutkörperchen, sondern ziemlich undeutliche rundliche Zellen mit punktförmigen dunkelgefärbten Kernresten.

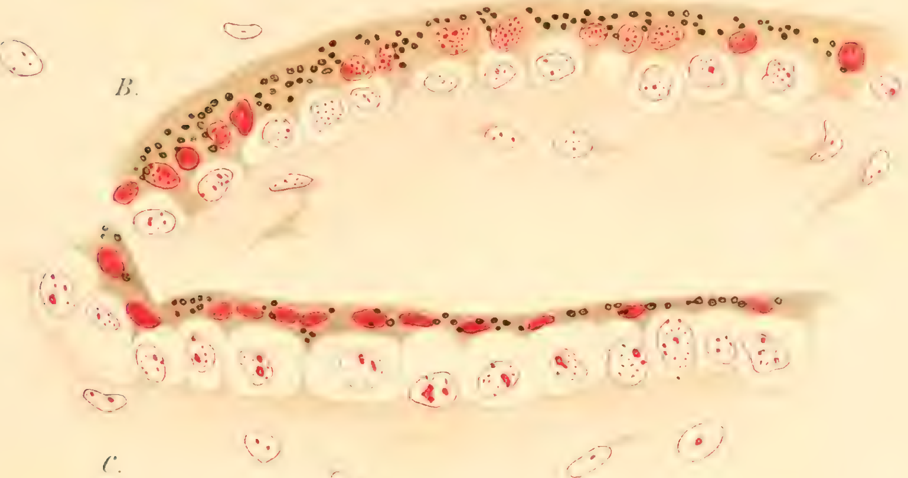
Das Innere der kleinen Eihöhle ist durch feinkörnige geronnene Masse ausgefüllt, welcher viele durch die Verletzung eingedrungene rote Blutkörperchen, hier und da auch andere Gewebselemente beimischt sind.

Beim Aufsuchen etwaiger Reste der Embryonalanlage fand sich in der Nähe der Innenfläche der einen Wand ein auf zahlreichen Schnitten wiederkehrendes unregelmässig rundliches, bläschenförmiges Gebilde von etwa 0,4 mm Durchmesser, dessen Wand aus einer Lage sehr zarter Epithelzellen gebildet wird und grösstenteils fettig degenerierte rundliche Zellen mit zerfallenen Kernen umschliesst. An einer Reihe von Schnitten begeben sich zarte Fäserchen vom Chorion an dieses Bläschen; die Eiwandung ist hier nach innen etwas vorgewölbt und an einer Reihe von Schnitten unregelmässig begrenzt, aufgelockert.

Dieser Teil der Wand enthält ein eigentümliches gangförmiges Gebilde, dessen kreisrunder oder länglichrunder Durchschnitt im grössten Durchmesser 0,1 mm beträgt. Der erste Anfang zeigt sich in Gestalt eines kleinen rundlichen Zellhaufens dicht unter der hier etwas vorgewölbten Innenfläche. Schon in den nächsten Schnitten erkennt man sehr deutlich eine Auskleidung des Ganges durch helle durchsichtige Epithelzellen mit deutlichen Grenzen und gut gefärbten Kernen, während der innere Raum durch eine vielkernige Protoplasmamasse wie von einer Riesenzelle ausgefüllt ist. An den folgenden Schnitten rückt der Durchschnitt, allmählich etwas schräger getroffen, mehr nach der Mitte der Wand, wobei immer deutlicher die Beschaffenheit der beiden den Gang ausfüllenden Bestandteile des Inhaltes, vollkommen denen des Oberflächen-Epithels entsprechend, erkennbar wird. Die zunächst der Wand anliegende Schicht hat die Beschaffenheit der Zellschicht, die innere Ausfüllung, in welcher ausser den dicht gedrängten Kernen auch reichliche Fetttröpfchen auftreten, die des Syncytium. Schliesslich nähert sich der Gang noch mehr der Oberfläche und öffnet sich dann in einer kleinen trichterförmigen Einsenkung neben einer Zottenbasis. Der Gedanke, dass es sich um eine einfache Faltenbildung der Oberflächen, nicht um einen wirklichen Gang handelt, ist mit Sicherheit auszuschliessen, da der kreisförmige

Fig. 1.





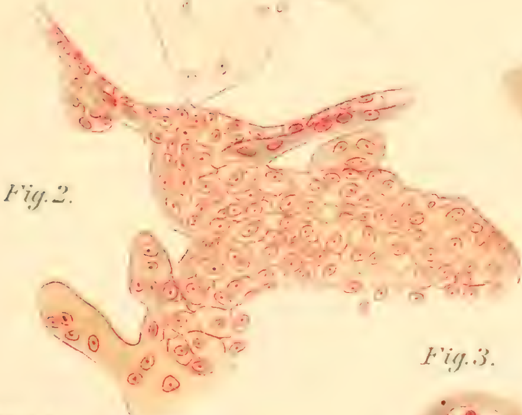


Fig. 2.

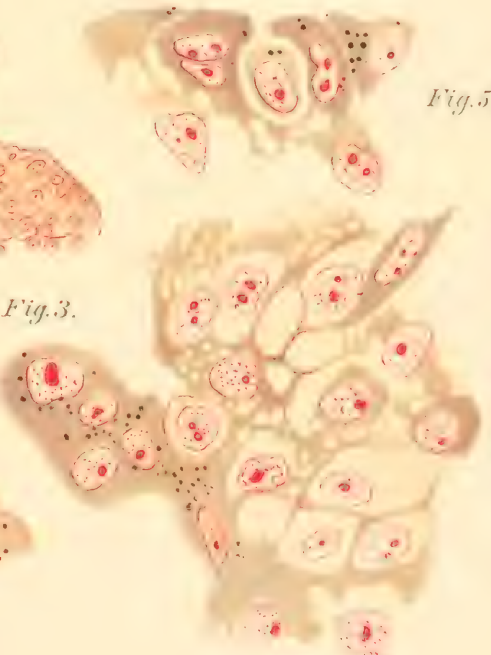


Fig. 5.

Fig. 3.

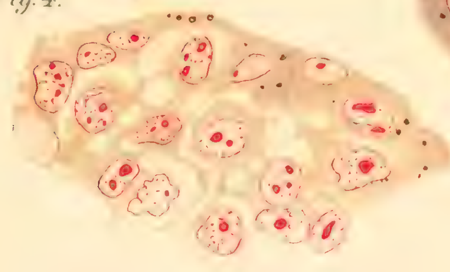


Fig. 4.

Durchschnitt auf einigen vierzig Schnitten wiederkehrt. Ein Lumen findet sich erst in der Nähe der Oberfläche; etwas unterhalb der Mündung (welche nur an wenigen Schnitten sichtbar, also ebenfalls kanalförmig ist) ist eine winkelige Knickung vorhanden. Fig. 2.

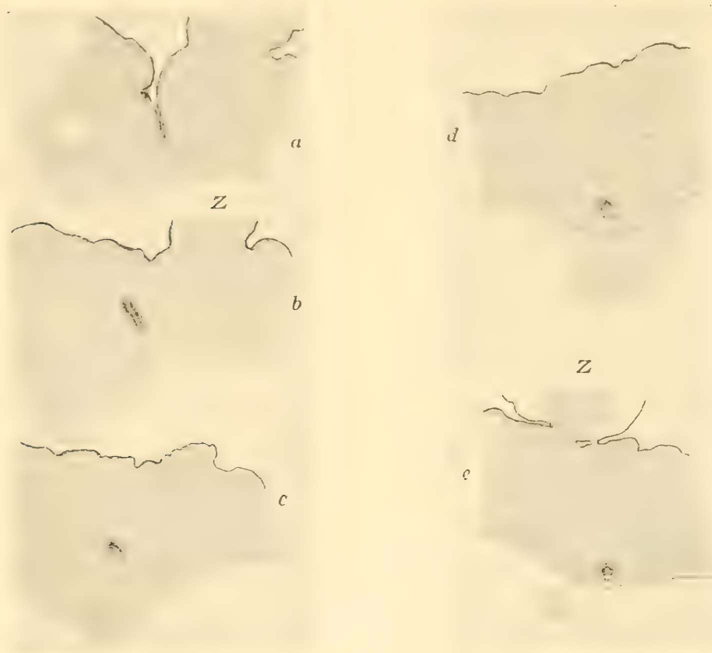


Fig. 2.

Der das Chorion-Mesoderm des Eies Nr. 1 durchsetzende Ektodermgang, dessen äussere Öffnung an Schnitt a (S. 130) sichtbar ist; b Fortsetzung des Ganges (S. 125); c (S. 116); am inneren Rande des Chorion kommt ein bläschenförmiges Gebilde zum Vorschein, welches mit dem Chorion durch lockere Fasern zusammenhängt. In Schnitt d (S. 105) und e (S. 95) nähert sich der Gang immer mehr dem inneren Rande, um in S. 84 dicht am Innenrande zu enden. z Zotte. Zeiss A. oc. 2. Zeichen App. Auf die Hälfte verkleinert (ca. 37 mal).

Es handelt sich also um einen, das Chorion schräg durchsetzenden engen Gang, welcher von seiner Mündung an der Oberfläche mit einer Fortsetzung des gesamten Oberflächen-Epithels ausgekleidet oder richtiger, ausgefüllt ist, und dicht unter der Innen-

fläche blind endet, gerade an der Stelle, wo sich ein Rest der Embryonalanlage findet. Dieser Gang kann wohl nur mit der Bildung des Amnion in Verbindung gebracht werden, wenn auch ein Zusammenhang mit dem embryonalen Rest an der Innenfläche nicht mehr vorhanden ist.

Ein zweiter epithelialer Gang, der dem Allantoisgang entsprechen würde, ist nicht zu finden. (In der Nachbarschaft liegt ein auf dem Durchschnitt kreisrunder, mit hohem Cylinderepithel ausgekleideter Schlauch, der auf einer Anzahl von Schnitten wiederkehrt; da dieser jedoch nicht im Gewebe, sondern in der der Innenfläche anhaftenden blutigen Gerinnselmasse liegt, so scheint er nur zufällig dorthin geraten zu sein).

Es würde jener Befund dafür sprechen, dass, wie es Mehnert nach Analogie mit dem Amnion der Schildkröte auch für den Menschen wahrscheinlich zu machen sucht, das Amnion in einem frühen Stadium durch einen offenen Gang an der Oberfläche des Eies mündet.

Es scheint mir von Interesse zu sein, dass nach den Untersuchungen von Hubrecht[1]) bei Tarsius, dessen erste Entwickelung nach diesem Autor grosse Ähnlichkeit mit der des menschlichen Eies hat, das Amnion in seinem frühesten Stadium einen ähnlichen Gang darstellt, welcher allerdings (entgegen der gewöhnlichen Annahme beim Menschen) den Haftstiel des Embryo in schräger Richtung von vorn nach hinten durchsetzt, so dass der definitive Verschluss des Amnion nicht am hinteren, sondern am vorderen Körperende stattfindet.

Zufällig finde ich, dass Giacomini[2]) einen augenscheinlich ganz ähnlichen Gang im Chorion eines abortiven Eies von 9:11 mm Durchmesser beobachtet hat, und zwar ebenfalls in

[1]) A. A. W. Hubrecht, Die Keimblase von Tarsius, Festschrift für C. Gegenbaur. 1896.

[2]) C. Giacomini, Archives ital. de Biologie. vol. 27. 1897.

der Nähe der Haftstelle des Embryo. Der kleine längliche Hohlraum, welcher auf 13 Schnitten zum Vorschein kam, war mit einer doppelten Schichte deutlicher Epithelzellen ausgekleidet. Die Vermutung, dass es sich etwa um einen Allantoisgang handeln könnte, musste aufgegeben werden, da der kleine Raum sich an der Oberfläche öffnete. Giacomini scheint aus diesem Grunde dem kleinen Gebilde, welches er für eine einfache Einbuchtung der Oberfläche zu halten schien, keine besondere Bedeutung beigelegt zu haben.

Fr. P. Mall[1]) beschreibt neuerdings in seinen sehr reichhaltigen Mitteilungen über pathologische menschliche Embryonen mehrere Beispiele von unregelmässigen, mit ektodermalem Epithel ausgekleideten Gängen im Haftstiel von mehr oder weniger degenerierten Embryonen, die er als „doppeltes Amnion" bezeichnet (So z. B. Fig. 19, 20, 23), bei gleichzeitiger ektodermaler Bekleidung eines Teils des Haftstiels und der Nabelblase.

Auch im vorliegenden Falle kann es sich um eine pathologische Bildung handeln, doch ist immerhin die freie Öffnung an der Oberfläche des Eies auffallend.

Ich erwähne ferner, dass Selenka[2]) im Haftstiel von Gibbon-Embryonen einen nach beiden Seiten blind endenden ektodermalen Schlauch gefunden hat, den er für eine nachträglich entstandene Einsenkung zu halten geneigt war; eine flache äussere Einstülpung fand er in der Gegend des Haftstiels bei Hylobates concolor.

Selenka hielt diese Gebilde anfangs für Reste des Amnionektoderms, glaubt jedoch, dass sie konform jener Choriontasche zu betrachten sei, die bei manchen Nagern (Maus, Ratte) mit

---

1) Franklin P. Mall, A contribution to the study of the Pathology of early human embryos. John Hopkins Hospital Reports, Vol. IX, 1901.

2) E. Selenka, Studien über Entwickelungsgeschichte der Tiere. 8. Heft. 1900. Fig. 15, 22 u. S. 206.

Blattinversion auftritt und nachträglich mit dem Ektodermknopf verschmilzt. (l. c. 203.)

Die Eikapsel mit dem angrenzenden Teil der Decidua vera wurde nach Härtung in Sublimat und Alkohol ebenfalls in Serien-Schnitte zerlegt, welche teils mit Hämatoxylin-Eosin, teils nach van Gieson, teils mit Eisen-Hämatoxylin gefärbt wurden.

Leider ist die Decidua basalis an allen Schnitten eingerissen und defekt; die Decidua capsularis, welche sich nur wenig über das Niveau der Decidua vera vorgewölbt zu haben scheint, ist dagegen vollständig. Ihre Dicke beträgt durchschnittlich 0,5 mm.

Die grösste Länge der Fruchtkapsel ist etwa 11 mm; da jedoch die Kapsel stark zusammengedrückt ist und hierdurch besonders an der einen Seite in einen schmalen Spalt ausläuft, so würde in der ursprünglichen Form der Durchmesser wohl höchstens auf 8—9 mm zu schätzen sein. Decidua vera, basalis und capsularis bestehen aus schön ausgebildeten und gut erhaltenen Deciduazellen: sie schliessen eine Anzahl teils gefüllter, teils leerer Gefässe ein, ausserdem Drüsenschläuche, welche sich besonders in dem Reste der Decidua basalis und in der Vera finden. An der uterinen Oberfläche der Kapsel ist ein Epithel nicht mehr erhalten; es fehlt aber auch an den benachbarten Teilen der Decidua vera, ist also wohl nachträglich abgestossen. Die ganze Innenfläche der Kapsel, sowohl der Decidua basalis als reflexa ist mit einer streifigen Fibrinschicht ausgekleidet, welche sich besonders an den Gieson-Präparaten durch ihre dunkelbräunliche Farbe auszeichnet und sehr innig mit dem Gewebe der Decidua zusammenhängt. Dieselbe Substanz füllt die spaltförmigen Ausbuchtungen beider Seiten ziemlich vollständig aus, indem sie hier eine etwas lockere, mehr netzförmige Beschaffenheit annimmt. Daran schliesst sich an beiden Seiten eine homogene geronnene Masse an, die offenbar erst nachträglich durch die Härtung entstanden ist. Von einem uterinen Cylinderepithel ist auch bei wiederholter Untersuchung sämtlicher Schnitte nichts in situ an der Innenfläche der Fruchtkapsel nachweisbar. Wohl finden sich an manchen Stellen, sowohl in der Decidua capsularis als basalis gut erhaltene gefaltete Bänder von Cylinderepithel, so dass ich mehrmals vermutete, hier noch abgelöste Reste eines ursprünglichen Epithels vor mir zu haben; indess musste diese Vermutung aufgegeben werden; es handelte sich überall um dislocierte Teile von Drüsenepithel und vielleicht auch von Oberflächenepithel der Decidua vera, welche bei der Ausschabung oder nachher in die eröffnete Kapsel gelangt waren. Fig. 3.

Dagegen finden sich an verschiedenen Stellen der Innenfläche vielkernige Protoplasmastreifen und Klumpen, dem Fibrinstreifen eng anliegend oder zwischen den dichten Fibrinmassen der seitlichen Ausläufer, welche ganz dem von Hofmeier als syncytial umgewandeltes

Cylinderepithel beschriebenen entsprechen. Einige dieser bandförmigen Streifen haben noch ganz die Form leerer Epithelschläuche von Zotten, an einzelnen Stellen der Decidua capsularis haften auch noch Zotten

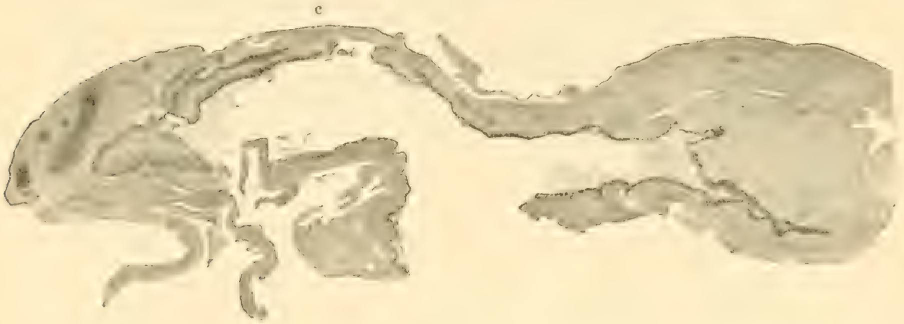


Fig. 3.
Die Eikapseln auf dem Durchschnitt, an der Basis zerrissen; der dunklere Streifen an der Innenfläche besteht aus Fibrin. c die abgeflachte Decidua capsularis; Vergr. ca. 8 mal.



Fig. 4.
Eine Zellmasse von der Innenfläche der Decidua basalis, stärker vergrössert. d Deciduazellen; f Fibrinschicht; e Ectodermzellen; s Syncytium.

mit Epithel, welche durch Fibrin mit der Wandung verbunden sind. Übergänge von Cylinderepithel zu derartigen Syncytialbildungen habe ich vergeblich gesucht, so dass ich annehmen muss, dass die vielkernigen Protoplasmamassen lediglich abgelöste Teile des Zottenepithels sind.

Ausserdem finden sich aber an einigen Stellen der Decidua basalis grössere und kleinere Haufen polyedrischer Zellen, welche der Fibrinschicht innig anhaften, aber von der Höhlenfläche hier und da gelockert sind. Mit ihnen in Verbindung kommen auch vielkernige Protoplasmamassen vor. Die Kerne der meist ziemlich hellen Zellen sind regelmässig rund, stellenweise auch sehr vergrössert; an einigen Stellen sieht man Gruppen ähnlicher Zellen auch in unmittelbarer Berührung mit der Decidua, deren Zellen sich deutlich von ihnen unterscheiden; an solchen Stellen lässt sich auch das oft beschriebene Eindringen von Zellen derselben Art zwischen die Elemente der Decidua deutlich nachweisen. Diese Zellenmassen sind zweifellos ektodermaler Natur und genau von derselben Beschaffenheit, wie sie aus den späteren Stadien der Gravidität bekannt sind. Fig. 4.

Drüsenschläuche finden sich in der Decidua basalis ziemlich zahlreich, mit gut erhaltenem, meist etwas niedrigem Epithel ausgekleidet; Einmündungen in den Kapselraum habe ich nicht gesehen. Gefässe und spaltförmige Räume, welche möglicherweise aus solchen hervorgegangen sind, sind in der Decidua capsularis sichtbar, doch kann ich nicht behaupten, eine freie Einmündung in die Höhle der Kapsel sicher gesehen zu haben.

Nr. 2. Abortives Ovulum in der Decidua capsularis.

Ein zweites, noch junges menschliches Ei stammt von einem Abort, welcher in noch ziemlich frischem Zustande in meine Hände gelangte.

Die näheren Umstände vermag ich leider nicht anzugeben. Auch dieses Ei ist entsprechend seiner Herkunft nicht als normal zu bezeichnen, ist aber dennoch für einige hier in Betracht kommenden Fragen von Interesse.

Das Ovulum sitzt in der Decidua reflexa, mit welcher es von der übrigen Decidua abgerissen ist, doch ist noch ein Teil der Decidua basalis in Zusammenhang damit geblieben, so dass auf einer grösseren Anzahl von Schnitten das Ei noch allseitig umschlossen ist. Das Ei wurde in Sublimat fixiert und nach Einbettung in Celloidin durch Herrn Dr. Pels-Leusden in Serienschnitte zerlegt. (Färbung teils mit Hämatoxylin-Eosin, teils nach van Gieson.)

Die ganze Fruchtkapsel ist seitlich etwas zusammengedrückt; aus der an der Basis eröffneten Kapsel treten die Zöttchen hervor. Die grösste Länge des ganzen Eies mit der Kapsel beträgt 1,6 cm, diejenige des Eichens 1,2 cm (mit Zotten 1,4). Da jedoch das Ei durch einen umfangreichen Bluterguss an den beiden flachen Seiten von der

Decidua reflexa abgetrennt ist, so beträgt sein Querdurchmesser in der Mitte nur 1—2 mm, an den beiden Enden 3 mm.

Die Decidua capsularis besteht ungefähr bis zur Hälfte ihres Umfangs aus einer inneren Schicht aus mehr oder weniger gut erhaltenem Deciduagewebe und aus einer äusseren dichteren streifigen Schicht mit reichlich eingelagertem Fibrin und zahlreichen blutgefüllten Gefässen, sowie dichtgedrängten Leukocyten. Die Oberfläche ist im ganzen glatt, frei von Epithel, stellenweise lösen sich kleine Teile der Oberfläche ab[1]). Die Innenfläche ist sowohl am Scheitel, als an beiden Seiten durch den erwähnten Bluterguss eingenommen, durch welchen das Ei in unregelmässiger Weise von der Kapsel abgedrängt wird. Die Dicke des Blutergusses beträgt an der einen Seite bis zu 3 mm, an der anderen 1—1½ mm. Stellenweise ist auch das Gewebe der Decidua capsularis von Blutextravasat durchsetzt.

In der Nähe des unteren abgerissenen Randes geht die Decidua capsularis in die noch gut erhaltene Decidua basalis (soweit sie überhaupt vorhanden ist) über. Diese enthält in den peripherischen Teilen zahlreiche Drüsenschläuche und blutgefüllte Gefässe.

Das Chorion ist von sehr verschiedener Dicke, am dicksten am oberen und unteren Ende, am dünnsten an der einen durch den Bluterguss nach innen gewölbten Seite; es ist von zart streifigem Bau, von zahlreichen langgestreckt spindelförmigen und sternförmigen Zellen durchsetzt, welche oft sehr deutlich in hellen Lücken der hyalinen Zwischensubstanz liegen. Stellenweise ist das Stroma von engen Gefässkanälchen durchzogen, welche hier und da noch gut erhaltene kernhaltige rote Blutkörperchen erkennen lassen. Die hyaline Zwischensubstanz ist von feinen Fibrillen durchsetzt, welche bei van Giesonscher Färbung durch ihre rote Farbe deutlicher hervortreten. Die Fasern stehen oft mit den Ausläufern der Zellen in Verbindung. Die Innenfläche des Chorion ist im allgemeinen ziemlich scharf begrenzt und zwar durch eine Lage von Zellen, welche stellenweise fast epithelartig angeordnet sind. Thatsächlich sind es spindelförmige, hier und da abgeplattete Zellen des Stroma, welche nicht selten ihre Ausläufer in die Tiefe senden. An einem grossen Teil des Umfangs treten aber zwischen den Zellen die feinen Fasern des Stroma nach innen hervor, um hier ein feines Fasergewirr in dem grösstenteils fein körnig geronnenen Inhalt zu bilden, das sogen. Magma (s. unten). In diesem fein körnigfaserigen Inhalt finden sich zahlreiche Rundzellen mit 1—2 rundlichen oder länglichrunden Kernen, die augenscheinlich durch Degeneration aus Stromazellen entstanden sind. Ähnliche finden sich hier und da im Stroma selbst.

Die Zotten beschränken sich grösstenteils auf den unteren, der Decidua basalis entsprechenden Teil des Eies; einzelne Zöttchen

1) Offenbar hat hier ein entzündlicher Prozess stattgefunden.

finden sich auch an dem gegenüberliegenden Eipole, sehr wenige an den seitlichen Flächen. An denjenigen Teilen, wo die Decidua basalis noch erhalten ist, also hauptsächlich an den mehr nach der Peripherie

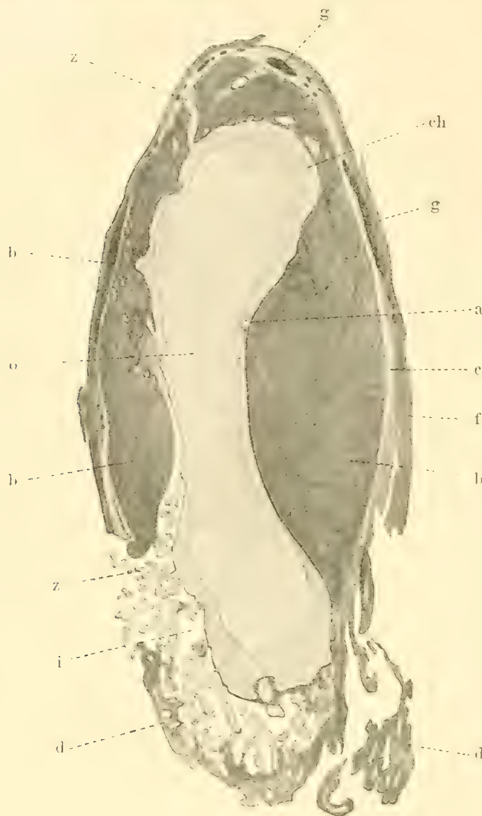


Fig. 5.

Abortives Ei mit Decidua capsularis und einem kleinen Reste der Decidua basilaris. Die Kapsel ist seitlich zusammengedrückt und durch koaguliertes Blut ausgefüllt. (Schnitt 214, Vergr. ca. 6 mal.)

o Ovulum; c Decidua capsularis; d Decidua basalis; f Fibrinöse Auflagerung der Kapsel; ch Chorion; z Zotten; i Intervillöser Raum an der Basis; b Blutcoagulum; g Gefässe; a Kaudales Ende der Amnionhöhle in der Substanz des Chorion.

gelegenen Schnitten, ist der intervillöse Raum an der Placentarstelle an den Schnitten noch ganz abgeschlossen, ebenso im Bereiche der Decidua capsularis, wo er jedoch durch koaguliertes Blut ausgedehnt ist. Das Coagulum grenzt sich vollkommen scharf von dem intervil-

lösen Raum an der Basis ab, der nur an der einen Seite etwas geronnenen Inhalt zwischen den Zotten einschliesst. Fig. 5.

Die Zöttchen sind noch wenig verästelt, einige enthalten Gefässkanälchen, welche hier und da ebenfalls kernhaltige rote Blutkörperchen erkennen lassen. Das Stroma ist etwas zarter als in dem eigentlichen Chorion, das Epithel ist an der Oberfläche des Chorion und der Zöttchen grösstenteils gut erhalten, nur an den von Extravasat umgebenen Teilen des ersteren ist es abgehoben, gegen die Reflexa gedrängt und zum grossen Teil degeneriert. Auch von einigen Zotten der Anlagerungsstelle, welche mit Fibrin umgeben sind, fehlt das Epithel. An allen übrigen Teilen ist das Epithel deutlich zweischichtig, wenn auch bei weitem nicht so gut erkennbar, wie an dem vorher beschriebenen Ei. Selbstverständlich sind die Fetttröpfchen nicht sichtbar. Die äussere Schicht, das sogen. Syncytium, ist überall vorhanden, aber von verschiedener Breite und auch im übrigen etwas wechselnder Beschaffenheit. Ein Bürstensaum ist an vielen Stellen wenigstens andeutungsweise sichtbar, das Protoplasma ist oft deutlich vakuolär. Die Breite der äusseren Schicht ist sehr wechselnd, dementsprechend auch die Anordnung der Kerne, welche oft eine regelmässige Reihe bilden, während sie an anderen Stellen sich regelloser gruppieren. Auch die Form der Kerne ist verschieden, meist sind sie länglichrund oder eckig, dunkel gefärbt, nicht selten aber auch hell, bläschenförmig. Oft findet man 2 oder 3 Kerne dicht beieinander, ferner eingeschnürte Kerne, auch solche, die miteinander verschmolzen zu sein scheinen. Manche Formen weisen auf eine direkte Teilung oder Fragmentierung hin, während Mitosen sich nie finden.

Die kolbenförmigen Sprossen des Syncytium sind sehr zahlreich.

Die Zellen der inneren Schicht sind viel ungleichmässiger verteilt als bei dem jüngeren Ei, es fehlt zwar keineswegs an Stellen, wo die hellen blasigen Zellen in ununterbrochener Reihe nebeneinander liegen, meist sind aber die einzelnen Zellen durch grössere oder kleinere Zwischenräume von einander getrennt; sie haben dann bauchig spindelförmige Gestalt, und ragen nach dem Stroma vor, welches sie etwas einbuchten. Die Kerne sind meist rund, oder länglich rund, bläschenförmig. Mitosen sind nur hier und da sichtbar, vermutlich infolge der nicht so günstigen Konservierung.

Zwischen den nicht aneinander stossenden Zellschichtzellen reicht das fein vakuoläre Syncytium bis an die Grenzlinie des Stroma heran. Auch die Zellschichtzellen grenzen sich scharf gegen das Syncytium ab; man sieht aber nicht ganz selten innerhalb des letzteren einzelne Kerne, die von einem hellen Hof aus konfluierenden Vakuolen umgeben sind.

Zuweilen bilden die Zellschichtzellen einen spitzen Fortsatz in das Stroma hinein, und wenn dann ausserdem noch feine Fasern des letzteren sich an dieser Stelle inserieren, so kann leicht der Anschein eines

wirklichen Zusammenhanges entstehen. Ein Vergleich mit den Bildern des ersten Eies schliesst eine derartige Täuschung aus. Eine Trennung des Epithels vom Stroma kommt hier sehr viel seltener vor.

An den sogen. Haftzotten, durch welche das Ei an der Decidua basalis (und stellenweise an der Reflexa) fixiert ist, finden sich die schon von Reinstein-Mogilowa [1]) genauer geschilderten Wucherungen der Zellschichtzellen, welche sich hier auch erheblich vergrössern. In der Nachbarschaft breiten sich ähnliche Wucherungen an der Innenfläche der Decidua aus, von welcher sie durch einen Fibrinstreifen getrennt sind. Fibrin durchsetzt auch die Zelllage an der Oberfläche und dringt in Form feiner glänzender Netzmaschen zwischen die Deciduazellen in die Tiefe. Grössere Haufen von lose liegenden Epithelzellen sind hier nicht vorhanden. Dagegen finden sich vielkernige Protoplasmaklumpen, zum Teil im Zusammenhang mit dem Zottenüberzug, zum Teil frei zwischen den Zellmassen, in den Buchten der Decidua u. s. w. Diese Massen bilden nirgends einen kontinuierlichen Überzug der Oberflächen der Decidua.

Einige Zotten sind mit einem Fibrinmantel von verschiedener Dicke umgeben, welcher das Epithel vollkommen oder teilweise ersetzt hat. Die Anfänge der Fibrinbildung kann man an manchen Zotten sehr deutlich beobachten in Gestalt von homogenen klumpigen Einlagerungen in dem äusseren Überzug, welche sich durch ihre gelbe Farbe bei Behandlung nach van Gieson auszeichnen. An andern Stellen sieht man die ganze Syncytiumschicht in eine gleichmässige homogene Substanz umgewandelt, in welcher die zart vakuoläre Struktur geschwunden ist, und von den Kernen nur noch geschrumpfte Reste erkennbar sind. Auffallend scharf setzt sich diese homogene Schicht an der noch unveränderten Zellschicht ab, was jedenfalls auf eine erhebliche Verschiedenheit der beiden Schichten in funktioneller Hinsicht hinweist. (Ähnliche Bilder habe ich bereits früher bei der Blasenmole beschrieben (s. Taf. II, Fig. 18). Schliesslich geht aber auch die Zellschicht zu Grunde; die fibrinöse Masse sitzt dem Stroma unmittelbar auf; sie ist nach aussen unregelmässig begrenzt, höckerig und hier von zahlreichen zelligen Elementen mit kleinen rundlichen, dunkeln Kernen durchsetzt.

Die Embryonalanlage ist leider sehr schlecht erhalten, hauptsächlich mechanisch beschädigt; indess sind doch einige bemerkenswerte Thatsachen festzustellen. Auffallend ist erstens die Lage der von der Placentarstelle sehr weit entfernten Haftstelle des Embryo, etwa am oberen Mittel der einen Seitenwand, welche durch den Bluterguss stark nach innen gewölbt ist. Die embryonalen Gefässe haben also eine sehr lange Strecke bis zu den Placentarzotten zu durchlaufen, ein Verhalten, welches bei weiterer Ausbildung wohl zu einer velamentösen Insertion führen könnte. Das Chorion, welches am oberen

[1]) Virchows Archiv, Bd. 124.

Umfang (oben und unten in Bezug auf die Decidua basalis gedacht) verhältnismässig dick ist, nimmt an einer Stelle plötzlich sehr an Dicke ab, und zwar anscheinend nicht allein durch Dehnung. An der Übergangsstelle findet sich ein kleiner dreieckiger Hohlraum in der Substanz des Chorion, in der Nähe der Innenfläche, welcher dem kaudalen Ende der Amnionhöhle entspricht. Von hier an lässt sich das Amnion durch ungefähr 100 Schnitte (225—124) verfolgen (was einer Gesamtlänge von 1,5 mm entsprechen würde). Die Schnittrichtung ist nicht genau bestimmbar, scheint aber ziemlich schräg zur Längsachse zu liegen. Allmählich tritt das Amnion aus der Substanz des Chorion heraus, bleibt aber dabei bis fast an das Ende mit seinem dorsalen Umfang in inniger Verbindung mit dem Chorion.

Es besteht aus einer ziemlich dichten, anscheinend festen bindegewebigen Membran, deren Fasern in der Querrichtung verlaufen, da sie an den Schnitten längs getroffen sind. Die Membran scheint aber zusammengezogen zu sein, da die Fasern stark wellig angeordnet sind. Sie hängen vielfach mit den Fasern des Chorion zusammen. Die Abgrenzung zwischen beiden wird hauptsächlich durch reihenförmig angeordnete Bindegewebszellen angedeutet, welche in Spalträumen liegen. Durch Vereinigung der Spalträume wird allmählich die Ablösung des Amnion vollständiger. Auch an der freien Aussenfläche des Amnion sind die Zellen stellenweise in einer Reihe angeordnet, die Innenseite ist mit einer regelmässigen Zellreihe ausgekleidet, welche jedoch an dem grössten Teil des Umfangs kaum den Eindruck eines Epithels macht; besonders an den dorsalen und den seitlichen Teilen gehen die einzelnen Zellen so in die kleinen durch die wellige Anordnung der Fasern erzeugten Höhlen hinein, dass sie wie Bindegewebszellen aussehen. An den an einem Teile der Schnitte erkennbaren Umschlagsfalten wird die epitheliale Anordnung deutlicher.

An einer Reihe von Schnitten ist das Amnion am ventralen Umfang vom Embryonalkörper abgerissen; an den auf die Rissstelle folgenden etwa 20 Schnitten (190—170) wölbt sich an der ventralen Seite ein Teil des Embryo als unregelmässig gestalteter pilzförmiger Vorsprung in die Höhle hinein, dieselbe mehr oder weniger einengend. Die Umschlagsstelle des Amnion geht mit kontinuierlichem Epithel bedeckt auf den Vorsprung über, auf welchem das Epithel ziemlich hoch cylindrisch wird. Der Durchschnitt des nunmehr nur noch locker mit dem Chorion verbundenen Amnion wird allmählich unregelmässig rundlich, während vorher die dorsale Begrenzung durch eine ziemlich gerade Linie gebildet war; nur das äussere freie Ende ist durch einen kleinen Zwischenraum vom Chorion getrennt.

Auch an diesem Ei findet sich eine Bildung, welche vielleicht den Rest eines nach aussen offenen Ganges darstellt, wenn sie auch nicht die regelmässig kanalförmige Gestalt besitzt, wie im ersten Falle, sondern mehr die eines flachgedrückten Trichters, der sich in

schräger Richtung nach dem Amnion hin in die Substanz des Chorion hinein erstreckt. Vielleicht handelt es sich um eine Einfaltung der Oberfläche.

Erst in demjenigen Teil, in welchem der dreieckige Durchschnitt des Amnion ganz in der Substanz des Chorion liegt, tritt die auffällige Dickendifferenz zwischen dem ober- und unterhalb gelegenen Teile des Chorion hervor. Der verdickte Teil desselben, dessen Spitze durch den kleinen Rest der Amnionhöhle eingenommen wird, entspricht augenscheinlich der Anhaftungsstelle des Embryo, dem Bauchstiel. Das Gewebe zeigt hier auch eine etwas andere, lockere Struktur und ist besonders durch das Auftreten zahlreicher verästelter Gefässe ausgezeichnet, welche schliesslich eine regelmässige Anordnung um ein kreisförmiges Gebiet erkennen lassen.

In diesem Bereich findet sich der Durchschnitt eines unzweifelhaften epithelialen Ganges, welcher nur der Allantoisgang sein kann; leider lässt sich aber die Verbindung des Ganges mit der Dotterblase nicht nachweisen, da diese abgerissen ist.

Eine genaue Beschreibung des abgelösten und stark beschädigten Embryonalkörpers, der etwas unterhalb des Bauchstiels am Chorion liegt, würde zwecklos sein; es wird die Angabe genügen, dass an verschiedenen Schnitten Teile eines bereits geschlossenen Medullarrohrs, und einige Urwirbel erkennbar sind.

Die abgelöste und zusammengedrückte Dotterblase, in deren Wand weite Gefässlumina mit Resten von Blutzellen erkennbar sind, findet sich an einigen Schnitten in der Nähe des Embryonalkörpers.

Nr. 3. Menschliches Ei aus der zweiten Woche im Uterus.

Das Präparat stammt von einem jungen Mädchen von 19 Jahren, welches von seinem Liebhaber, der sich nachträglich selbst das Leben nahm, eine Schusswunde in die linke Brustseite erhalten hatte. Die Verletzung hatte am Morgen des 22. Juni 1900, 4 Uhr stattgefunden; nach der Aufnahme in die chirurgische Klinik war die Wunde vormittags 11 Uhr durch Geh. Rath Trendelenburg erweitert und die Bauchhöhle wegen schwerer Erscheinungen innerer Blutung eröffnet worden. Der Tod erfolgte bereits am Nachmittag desselben Tages. Die Sektion wurde am Vormittag des 23. Juni 10 $^{1}/_{2}$ Uhr von mir vorgenommen. Sie ergab eine Schussverletzung der linken Lunge, des Diaphragma, der Milz und des Magens. Aus der vollständig zerrissenen Milz hatte ein umfangreicher Bluterguss stattgefunden, dem auch Mageninhalt beigemischt war.

Da aus den dem Tod vorausgegangenen Umständen das Vorhandensein einer beginnenden Gravidität vermutet werden konnte,

die durch den Befund eines grossen Corpus luteum im linken Ovarium nahezu gesichert erschien, wurde bei Herausnahme und weiterer Untersuchung der Genitalien mit grösster Vorsicht verfahren.

Der Uterus war nicht deutlich vergrössert, seine Hinterwand vielleicht etwas stärker vorgewölbt; Länge 6,5 cm; Breite im Fundus 5 cm; Dicke 3 cm. Bei vorsichtiger Eröffnung des Uterus (welche in der Mitte der Vorderwand mit dem Messer vorgenommen, dann erst mit der Schere vervollständigt wurde, zeigte sich die Schleimhaut des Körpers stark geschwollen; oberhalb des Orificium internum bildete sie einen stark geröteten wulstigen Rand; die Innenfläche der Hinterwand war im ganzen glatt, aber sehr weich; an der rechten



Fig. 6.

Der Uterus nach der Härtung in natürlicher Grösse. c die Fruchtkapsel mit der Längsfurche; v Decidua vera.

Seite der Vorderwand wölbte sich nahe dem Fundus eine längliche im ganzen etwa 2 cm lange Stelle hervor, die in der Mitte glatt und weisslich, an den Rändern hellrot gefärbt war, und augenscheinlich einen kleinen Hohlraum einschloss. Die Breite des länglichen Vorsprungs war etwa 1 cm; er ging an den Rändern ganz allmählich in die umgebende Schleimhaut über, doch war leider die Schleimhaut an dem nach vorn gelegenenen Rande des Vorsprungs beim Aufschneiden durchtrennt worden; das untere Ende des Vorsprungs reicht etwa bis 1 cm oberhalb des Orif. internum; das obere Ende verlor sich nach der rechten Tubenmündung hin, war hier jedoch nicht ganz zu übersehen. Fig. 6.

In der ziemlich engen Vagina fand sich weisslicher schmieriger Inhalt; Hymen war noch erkennbar, ohne deutliche Einrisse, aber mit ziemlich weiter Öffnung.

Beide Ovarien sehr gross, das linke 4,5 cm lang, 2,5—3 cm breit, zeigt in der Mitte eine reichlich kirschgrosse Hervorragung mit glatter, dunkelroter, an einigen Stellen mehr gelblicher Oberfläche, auf dem Durchschnitt fand sich hier ein länglichrunder gelber Körper mit faltiger Wandschicht und gelblichbraunem Centrum, ausserdem einige kleine Follikel.

Obwohl die Leiche noch gut erhalten und frei von deutlichen Fäulniserscheinungen war, so war doch infolge der Eröffnung der Bauchhöhle, bei dem Vorhandensein des durch Mageninhalt verunreinigten Blutes und bei der seit dem Tode verstrichenen Zeit von etwa 18 Stunden der gute Erhaltungszustand des wertvollen Objektes sehr in Frage gestellt.

Der Uterus wurde in Müllerscher Flüssigkeit mit Zusatz von ca. 5% Formol konserviert, dann nach sorgfältiger Auswässerung in Alkohol nachgehärtet. Die weitere Verarbeitung konnte ich erst nach längerer Pause, anfang 1902 in Angriff nehmen. Infolge der Härtung hatte sich leider auf der Höhe der glatten, etwa 1 cm langen Vorwölbung im unteren Teil des länglichen Schleimhautvorsprungs eine Längsfurche gebildet; das untere Ende hatte sich etwas stärker herausgehoben und von der Unterlage gelockert, was z. T. wohl schon bei der Eröffnung des Uterus geschehen war, doch war die Höhle im Innern des Wulstes nirgends eröffnet. Es wurde sodann die ganze vorgewölbte Stelle mit der nächsten Umgebung und einem Teil der angrenzenden Muskulatur möglichst sorgfältig in Celloidin eingebettet. Nur die unterste frei hervorragende Spitze des Vorsprungs war vor der Einbettung abgetrennt worden; es zeigt sich indess, dass sie bereits einen kleinen Teil des Eies einschloss. Der übrige Teil wurde bis zum Verschwinden der letzten Teile des Eies in der Querrichtung in ca. 1150 kontinuierliche Schnitte von durchschnittlich 10—15 μ zerlegt, die meist mit Hämatoxylin-Eosin, teilweise nach van Gieson gefärbt wurden [1]).

Es ergiebt sich daraus eine Gesamtlänge des inneren Raumes der Fruchtkapsel von etwa 14—15 mm. Die grösste Breite betrug etwa 5½—6 mm; die Dicke, welche infolge der Längsfaltenbildung erheblich verringert war, 2—2,5 mm; sie nimmt weiterhin bis auf 3,5—4 mm zu. Im ursprünglichen Zustand mag demnach die Höhle der Fruchtkapsel bei einer Länge von etwa 1,5 cm, eine Breite und Tiefe von etwa 5—6 mm gehabt haben. Es scheint, dass die Fruchtkapsel durch die Kontraktion des Uterus etwas nach abwärts gedrängt

1) Ich wurde hierbei durch Herrn Prof. Saxer in dankenswerter Weise unterstützt.

und dadurch verlängert ist. Das Ei, welches die Höhle ausfüllt, ist nicht mehr bläschenförmig, sondern infolge von Schrumpfung unregelmässig gestaltet, in der unteren Hälfte zweistrahlig, in der Mitte durch die erwähnte Längsfalte eingedrückt, weiter nach aufwärts hat es eine unregelmässige drei- und vierstrahlige Form, indem der mittlere, etwas dickere Teil einen undeutlich abgegrenzten Hohlraum einschliesst.

Der Embryo ist, wie zu erwarten war, vollständig zerfallen; Reste desselben kommen in einer Reihe von Schnitten in Gestalt unregelmässiger, nur z. T. noch epithelartig angeordneter Zellhäufchen zum Vorschein. War somit der Wert des Fundes wesentlich beeinträchtigt, so ergab doch die Untersuchung der Verbindung des Eies mit der umgebenden Kapsel, die Bildungsweise dieser letzteren immerhin wertvolle Aufschlüsse. Der histologische Bau dieser Teile war im ganzen gut erhalten, wenn auch leider eine gewisse Lockerung der Verbindungen zwischen Ei und Kapsel stattgefunden hatte.

Decidua vera.

Die Schleimhaut des Uterus zeigt auf einem Längsschnitt durch die Mitte der Hinterwand eine beträchtliche Verdickung, die vom Fundus nach dem Orificium internum allmählich abnimmt. Immerhin ist die Dicke der Schleimhaut entsprechend der verhältnismässig geringen Grösse des Uterus bei weitem nicht so beträchtlich, als in anderen Fällen von beginnender Schwangerschaft.

Die Verdickung beruht hauptsächlich auf einer starken Wucherung der Drüsen, während die dazwischen befindlichen bindegewebigen Teile grösstenteils nur schwach entwickelt sind. Die Drüsen sind ferner sehr unregelmässig angeordnet, zum grossen Teil schräg oder parallel der Oberfläche verlaufend oder stark geschlängelt; ihre in der Nähe der Muskulatur gelegenen Endstücke sind im Gegensatz zu den darüber befindlichen Teilen sehr eng, mit schmalen Cylinderzellen ausgekleidet. Das Oberflächenepithel ist überall sehr gut erhalten, aus regelmässig angeordneten Cylinderzellen (ohne erkennbare Cilien) zusammengesetzt, welche sich in gleicher Weise in die Drüsenmündungen fortsetzen. In den sich an diese anschliessende erweiterten Teilen der Drüsenschläuche nehmen die Cylinderzellen an Grösse zu, behalten aber dabei noch ihre regelmässige Anordnung. In vielen besonders stark ausgedehnten Schläuchen ist das Epithel jedoch gelockert; die Zellen sind unregelmässig polyedrisch oder rundlich und füllen das ganze Lumen der Drüse aus. Die grossen bläschenförmigen Kerne dieser Zellen sind überall gut erhalten. Zwischen den Drüsen verlaufen schmale Bindegewebszüge mit länglichen intensiv gefärbten Bindegewebskernen und Kapillargefässen. Besonders gegen die Oberfläche hin fallen schon bei ganz schwacher Vergrösserung sehr weite und stark mit Blut gefüllte

Gefässe mit dünner, nur aus einer Endothelschicht gebildeten Wand auf, die oft zu grossen sinuösen Ausbuchtungen anschwellen, dazwischen in gewissen Abständen stark geschlängelte (mehrmals durch den Schnitt getroffene) Arterien mit engem Lumen und cirkulären Fasern. Nur die oberflächlichste Schicht der Schleimhaut, die durch die im ganzen senkrecht oder etwas schräg zur Oberfläche gerichteten Drüsenmündungen in einzelne vorspringende Abteilungen zerfällt, hat eine etwas dichtere zellenreiche Beschaffenheit, die den Beginn einer Deciduabildung erkennen lässt. (S. Fig. 1 Taf. XXXII.) Man sieht darin grössere bläschenförmige Kerne in etwas undeutlich abgegrenztem blassem Portoplasma von rundlicher oder mehr spindelförmiger Gestalt (Dz), dazwischen unregelmässig verstreute, nur stellenweise etwas stärker angehäufte kleine runde Zellen mit hellem Zellkörper, und teils einfachem rundem, teils sehr unregelmässigem dunkelgefärbtem Kerne (Leukocyten). Grosse polymorphe Zellen, wie sie Peters abbildet, und als „Vorstufe von Deciduazellen“ betrachtet, habe ich nicht beobachtet.

Die Fruchtkapsel.

Der Querschnitt der die Fruchtkapsel beherbergenden Hervorragung hat in der unteren Hälfte eine fast pilzförmige Gestalt, die hauptsächlich durch eine die Basis der Verdickung an der hinteren Wand des Uterus abgrenzende Furche bedingt ist; weiter nach aufwärts wird die Begrenzung allmählich mehr halbkreisförmig und schliesslich immer flacher.

Die verdickte Uterusschleimhaut zeigt am Rande und an der Basis der Fruchtkapsel stark gewucherte Drüsen. Leider ist nur der eine (ursprünglich hintere) Rand gut erhalten, während der andere, besonders im unteren Abschnitt stark zerrissen ist. Die Drüsen verlaufen in diesem die Fruchtkapsel bildenden Teil der Schleimhaut etwas bogenförmig zur Oberfläche, indem sie sich allmählich der Krümmung der Kapsel anschliessen. Ihre Mündungen waren auch schon makroskopisch in der Umgebung des glatten mittleren Feldes als kleine Punkte erkennbar. Auch an der Basis der Kapsel sind zahlreiche hier besonders weite und unregelmässig gestaltete Drüsen sichtbar, welche keineswegs nach beiden Seiten auseinanderlaufen, sondern zum grossen Teil direkt gegen die Fruchtkapsel gerichtet sind; die Dicke der Drüsenschicht, welche im unteren Teile der Vorwölbung zwischen Fruchtkapsel und Muskulatur noch etwa 2$^1/_2$ mm beträgt, nimmt weiter aufwärts bis auf 1 mm und noch mehr ab, so dass sich die Grenze der Fruchtkapsel allmählich immer mehr der Muskulatur nähert. In der Nähe der letzteren sind die Drüsen stark verschmälert, sie verlaufen nicht selten ganz schräg und dringen z. T. ziemlich weit zwischen die Muskelbündel ein.

Fig. 1.

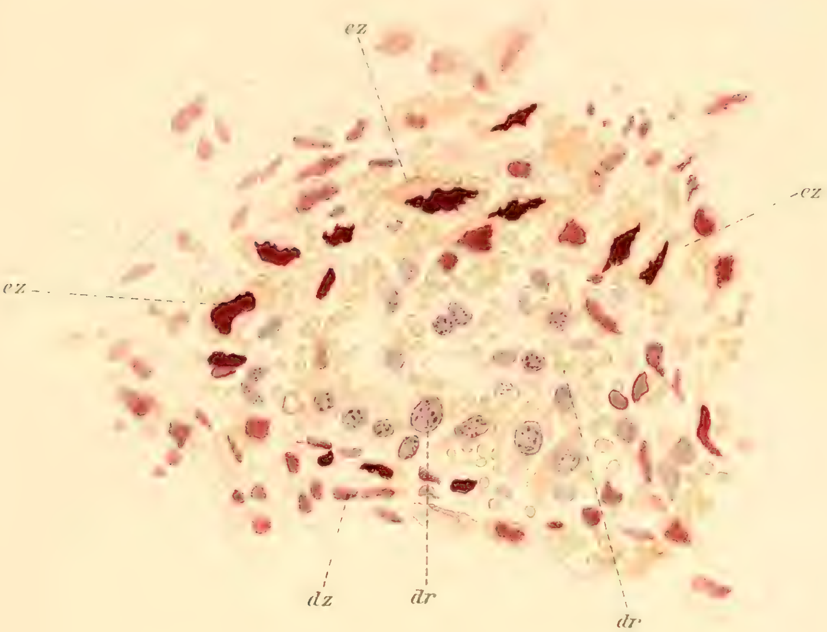
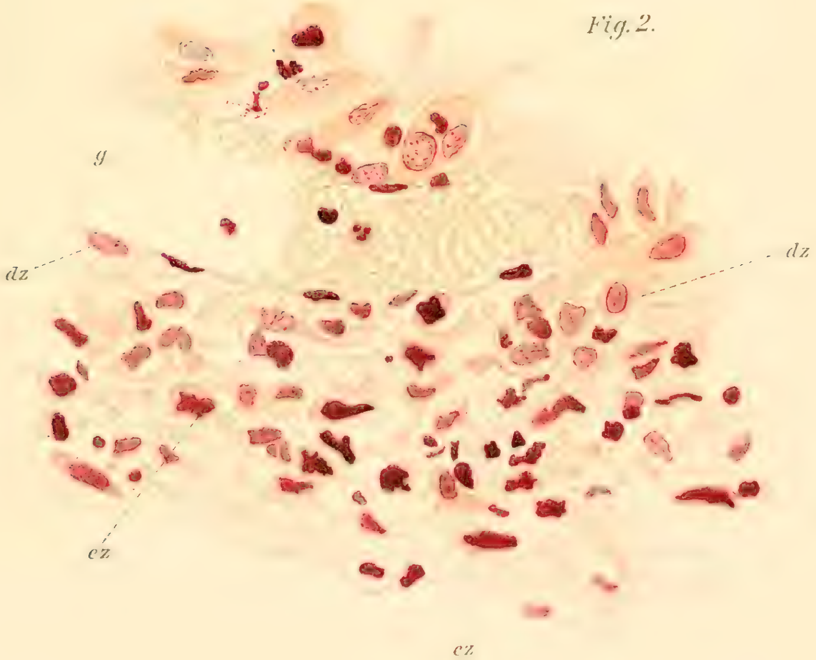


Fig. 2.



E. Geisberg, del. Verlag v. J. F. Bergmann, Wiesbaden

Die Schleimhaut enthält, besonders im unteren Teile der Vorwölbung zahlreiche grosse, dünnwandige stark gefüllte Gefässe, die z. T. auch auf die eigentliche Kapsel übergehen.

An den konvexen Teilen der Fruchtkapsel sind zwei verschiedene Abschnitte deutlich zu unterscheiden, der mittlere, welcher der oben erwähnten glatten, heller gefärbten Stelle der Vorwölbung entspricht und der seitliche. Während auf den letzteren die allmählich sich verdünnende drüsen- und gefässhaltige Schleimhaut, die von dem teilweise noch gut erhaltenen Epithel bedeckt ist, übergeht, lässt der mittlere glatte und gleichzeitig sehr viel dünnere Teil weder Gefässe noch Drüsen erkennen. Gegen das obere Ende der Vorwölbung schwindet allmählich der mittlere glatte Teil, so dass die Oberfläche vollständig durch die drüsenhaltige Schleimhaut gebildet wird. Der übrige Teil der Fruchtkapsel wird durch eine dickere Schicht gebildet, die sich nicht scharf von der übrigen Schleimhaut abgrenzt und besonders an der Basis etwas unregelmässig höckerig ist, die eigentliche Decidua basalis. Nirgends finden sich Fortsätze dieser Schicht (sogenannte Deciduabalken), die bis an das Ei oder auch nur in die Nähe desselben heranreichen. Das Ei mit seinen Zöttchen hat sich an einigen Stellen durch mechanische Einwirkung von der Innenfläche der Kapsel zurückgezogen, so dass hier einige Spalten entstanden sind, so besonders an dem ursprünglich nach vorn gerichteten Rande der Kapsel, die hier eine Falte bildet. (Taf. XXXIII/XXXIV, I x.) Im übrigen wird die Kapsel ganz durch das Ei mit seinen Zöttchen und den sich daran anschliessenden Zellwucherungen ausgefüllt.

Das Chorion.

Das unregelmässig gefaltete Ei ist an seiner ganzen Oberfläche mit verästelten Zöttchen besetzt, die nur an dem mittleren, der Falte der Kapsel entsprechenden Teile kleiner und weniger dicht sind; an den seitlichen Teilen des Umfanges und besonders nach der Basis hin nehmen die Zöttchen an Zahl und Ausbildung zu. Diese Verschiedenheit verliert sich an den weiter nach aufwärts gelegenen Schnitten; an den oberen Schnitten, in welchen das eigentliche Ei nicht mehr getroffen ist, wird der ganze Raum der Kapsel nur durch die Durchschnitte der Zöttchen und Zellmassen ausgefüllt. Die Länge der Zöttchen übersteigt kaum 1 mm.

Das Chorion besteht aus dem bekannten zartfaserigen, gallertig aussehenden Bindegewebe mit zahlreichen spindel- und sternförmigen Zellen. An dem Körper des Eies bildet das Bindegewebe eine dichtere Randschicht, die meist nur einen schmalen, in den mittleren Teilen erweiterten Spaltraum umschliesst; in den abgeflachten Seitenteilen berühren sich die Wandschichten, an den breiteren Stellen ist die innere

Abgrenzung nicht scharf. In den Zöttchen hat das Gewebe dieselbe Beschaffenheit, ist aber oft reicher an Zellen. Bluthaltige Gefässe sind nirgends sichtbar, doch sind die Zellen zuweilen reihenförmig, ähnlich jungen Kapillaren angeordnet.

Das Chorion mit den Zöttchen ist überall mit seinem Epithelüberzug versehen, welcher an den Zottenenden sehr beträchtlich gewuchert ist. An den glatten Teilen der Oberfläche erscheint der Epithelüberzug bei nicht sehr starker Vergrösserung als eine einheitliche, mit zwei Reihen von Kernen versehene Schicht; erst bei starker Vergrösserung lässt sich die Differenzierung in zwei verschieden beschaffene Schichten erkennen, wenn auch nicht überall mit gleicher Deutlichkeit. Die innere Schicht löst sich bei starker Vergrösserung in einzelne Zellen auf, die sich oft nur als helle Höfe um die Kerne darstellen; die äussere Schicht lässt zahlreiche kleine runde helle Vakuolen erkennen, die zuweilen ebenfalls einen Kern umgeben. Doch sind eigentlich abgegrenzte Zellen nicht sichtbar. Die Kerne der beiden Schichten zeigen keine deutliche Verschiedenheit, doch sind die der äusseren oft abgeflacht, länglich, stellenweise heller, bläschenförmig oder unregelmässig gestaltet, die der inneren mehr regelmässig rund. In dieser Schicht sind oft dunklere eckige Figuren, Reste von Mitosen, erkennbar. An der äusseren Grenze der Epithelschicht ist hier und da ein feiner Besatz von Härchen zu erkennen.

An den rundlichen Vorsprüngen der Zöttchen ist der Epithelüberzug etwas verdickt und hier tritt die Sonderung der beiden Schichten deutlicher hervor; stellenweise finden sich hier die bekannten keulenförmigen Anhänge aus mehrkernigem Protoplasma.

An die Enden der Zöttchen schliessen sich überall sehr ausgedehnte Epithelwucherungen (Zellsäulen von Langhans) an, deren Hauptmasse aus hellen rundlichen oder polyedrischen Zellen besteht, die oft deutlich mit der inneren Schicht des Zottenepithels zusammenhängen, während die äussere Schicht in Gestalt eines oft stark verdünnten kernhaltigen Protoplasmastreifens sich über die Oberfläche der helleren Zellmasse fortsetzt. Die Kerne der letzteren sind meist klein und rund, wie die der Zellschicht. Indem die Kerne von einem hellen Raum umgeben werden, bildet sich eine schmale protoplasmatische Randzone, die die einzelnen Zellen voneinander abgrenzt. Stellenweise sind die Zellen aber auch deutlich voneinander getrennt, gelockert und liegen dann als rundliche, blasige oder durch Druck polygonale Elemente nebeneinander. An vielen Stellen bildet der protoplasmatische Überzug dickere unregelmässig gestaltete Syncytien mit vergrösserten bläschenförmigen Kernen und grösseren Vakuolen. Abgelöste Massen dieser Art liegen vielfach zwischen den Zellhaufen und besonders auch an der Innenfläche der Fruchtkapsel, nicht selten in Buchten und Spalten der inneren Schicht nahe der Innenfläche. Hier und da trifft man auch ganz abnorm vergrösserte Kerne, Syncytiummassen, die in

Vakuolen aufgelöst oder ganz in Zerfall begriffen sind. Die kleinen Zellen der Zellsäulen gehen nach der Peripherie allmählich in erheblich grössere mehr gelockerte Zellen von spindelförmigen, unregelmässigen Formen mit grösserem, mehr bläschenförmigen Kern über; die einzelnen Zellen sind bei stärkerer Vergrösserung nach innen deutlich blasig, mit einer aussen etwas rötlich gefärbten faltigen Hülle versehen. (S. Taf. XXXII Fig. 2, e z, wo indes die Beschaffenheit der Zellen etwas mangelhaft wiedergegeben ist.) Weiterhin sind die Zellen meist etwas stärker (durch Eosin rötlich) gefärbt, der Zellkörper hat eine etwas kompaktere Beschaffenheit, der Kern ist dunkler, mehr homogen, zackig. Trotz dieser Verschiedenheiten gehen diese Zellformen durch zahlreiche Zwischenformen sehr deutlich ineinander über. Ebenso finden sich auch an dem Rande grösserer „Zellknoten“ zwischen den Zöttchen Stellen, wo der syncytiale Überzug in einzelnen Zellen von dunklerer Färbung als die im Innern gelegenen zerklüftet erscheint. Im allgemeinen bleiben aber die syncytialen Bänder und Balken deutlich von den Zellen getrennt, von denen sie sich leicht ablösen.

Das Ei wird auf diese Weise von einem dicken Zellmantel umgeben, welcher sich der Innenfläche der Fruchtkapsel anlegt. Doch ist an vielen Stellen durch nachträgliche Lockerung ein Spalt zwischen beiden entstanden. Die grösste Dicke erreicht der Zellmantel im Bereiche der Basis, doch ist er auch an den seitlichen Teilen der Kapsel noch sehr stark entwickelt.

Sehr bemerkenswert ist, dass die Zottenenden nirgends die Innenfläche der Kapsel erreichen; überall kommt die Verbindung mit dieser durch die langen Zellsäulen zu stande; die mehr gelockerten grosszelligen Massen, die aus der Auflösung der Zellsäulen hervorgehen, treten miteinander in Verbindung und bedecken auf diese Weise die Innenfläche der Kapsel mit einer dicken Schicht, die sich oft noch recht deutlich abgrenzt. An vielen Stellen sind grosse isolierte Syncytiumklumpen an der Grenze eingelagert, oft aber auch in der lockeren Zellmasse eingebettet. Die eigentlichen intervillösen Räume sind sehr eng (zum Teil wohl infolge der Schrumpfung des Eies und der Einfaltung der Kapsel), so dass vielfach die Zöttchen dicht aneinander liegen. D i e s e R ä u m e s i n d f a s t v o l l s t ä n d i g l e e r, f a s t f r e i v o n r o t e n B l u t k ö r p e r c h e n o d e r G e r i n n u n g e n; nur an einigen wenigen Stellen sind vereinzelte, manchmal in Zerfall begriffene rote Blutkörperchen oder sehr feinkörnige Gerinnungsmassen sichtbar.

Decidua basalis und capsularis.

Eine ausgebildete Decidua basalis ist noch nicht vorhanden, doch ist die an den Hohlraum angrenzende Schicht von dichterer Beschaffenheit als die umgebende Schleimhaut, von der sie sich durch grossen

Zellenreichtum auszeichnet. Sie enthält stellenweise sehr grosse Bluträume, die sich auch an vielen Schnitten in die seitlichen Teile der Kapsel erstrecken; sie sind meist mit geronnenem Blute, zum Teil auch mit Thrombusmassen gefüllt und oft auch von Extravasaten umgeben. Die Drüsen, welche in den den mittleren Teilen der Fruchtkapsel entsprechenden Schnitten an der Basis derselben besonders erweitert sind, erstrecken sich bis unmittelbar an die Innenfläche der Kapsel, werden hier aber regelloser und undeutlicher. Die zwischen den Drüsen verlaufenden schmalen Gewebszüge bestehen aus einem sehr lockeren Bindegewebe mit langen, spindelförmigen Zellen, welche längliche dunkel gefärbte Kerne einschliessen. Die cylindrischen Epithelzellen sind in regelmässigen Reihen angeordnet, grösstenteils gut erhalten. Im Bereich der verdichteten Teile der Kapsel wird die Anordnung unregelmässiger; die Reste der Drüsenlumina sind oft von lose liegenden Epithelzellen ausgefüllt, die Abgrenzung der Drüsenlumina verliert sich, Häufchen von noch erkennbaren Epithelzellen sind zwischen den übrigen Elementen verstreut und zwar oft unmittelbar an der Innenfläche der Kapsel. Nicht selten sind Drüsenlumina mit roten Blutkörperchen ausgefüllt. Zwischen den Drüsen, in der nächsten Umgebung der dünnwandigen Gefässe, kann man bei genauer Durchmusterung grössere spindelförmige Zellen mit regelmässig länglichrunden bläschenförmigen Kernen wahrnehmen, die aus den erwähnten schmalen Spindelzellen des Zwischengewebes hervorgegangen sind, echte Deciduazellen; sie beschränken sich auf die innerste mehr kompakte Schicht der Fruchtkapsel, die somit zur Decidua basalis wird; an einigen Stellen lagern sich diese Zellen bereits dicht aneinander (Taf. XXXI Fig. 1, 2 d z); ähnliche, teils lange und ziemlich schmale, teils dickere Spindelzellen mit hellem Zellkörper lassen sich auch bis in die dünneren Teile der Kapsel verfolgen, doch treten sie an Zahl sehr gegenüber anderen Zellen zurück, die die ganze innere Schicht der Kapsel durchsetzen; diese sind von sehr unregelmässiger Form und Grösse, rundlich, langgestreckt, eckig und mit kurzen Vorsprüngen versehen; der Kern zeichnet sich meist durch sehr dunkle Färbung und mehr homogene Beschaffenheit aus, er ist ebenfalls sehr verschieden gestaltet, länglich oder rundlich, sehr häufig zackig. Die Anordnung dieser Zellen ist meist ganz regellos, indem sie entweder der Richtung der übrigen Gewebselemente sich anschliessen oder dieselben durchkreuzen (e z). Oft bilden diese Zellen aber Reihen und Züge, die sich von der Innenfläche aus in die Tiefe erstrecken, wobei sie nicht selten vorhandene Gewebsspalten benutzen. Diese Zellen schliessen sich so deutlich an die der Innenfläche aufgelagerten epithelialen Zellen an, denen sie auch im Aussehen entsprechen, dass an der Identität mit jenen nicht gezweifelt werden kann. Die Zellen durchsetzen die Wand der Drüsen, gelangen ins Innere und mischen sich den Drüsenepithelien bei (Taf. XXXI Fig. 1), sie dringen zum Endothel der Gefässe vor und in das Lumen derselben hinein. Sie sind die an Zahl am meisten vorherrschenden zel-

ligen Elemente, die hauptsächlich die dichtere Beschaffenheit der Kapsel bedingen. Es findet also in diesem Stadium bereits eine massenhafte Einwanderung ektodermaler Zellen in die die Höhle umgebende Schleimhaut statt, und zwar unter gleichzeitiger Zerstörung der Drüsen.

Ausserdem finden sich sowohl in der Decidua basalis als capsularis zahlreiche kleinere Rundzellen, ähnlich denen der Decidua vera mit einem runden oder sehr unregelmässig gestalteten zackigen Kern. Sie liegen nicht vorwiegend in der Nähe der Gefässe. Obwohl die Kerne sich meist von dem Aussehen der gewöhnlichen multinukleären Leukocyten durch ihre mehr zackige Form unterscheiden, scheinen diese Zellen doch nichts anderes als in Degeneration begriffene Leukocyten zu sein.

Fibrinschicht.

Die Innenfläche der Fruchtkapsel ist an vielen Stellen durch einen schmalen homogenen Streifen begrenzt, der häufig auch eine mehr fädige Beschaffenheit zeigt, und mit den darunter liegenden Teilen innig zusammmenhängt (Taf. XXXII Fig. 2f, Taf. XXXIII/XXXIV Fig. 3f), Dieser Streifen entspricht vollständig dem Fibrinstreifen der späteren Stadien der Schwangerschaft; die oben erwähnten gewucherten Ektodermzellen legen sich dem Fibrinstreifen an, dringen aber auch in ihn ein; ganz besonders verbreiten sie sich aber durch Lücken des Fibrinstreifens in die Tiefe. Die Bildung des Fibrinstreifens hängt zum Teil — wenn auch nicht ausschliesslich — mit der Anlagerung der grossen vielkernigen syncytialen Massen an die Innenfläche der Kapsel zusammen. Man sieht solche Massen mit noch teilweise erkennbaren Kernen, die gewöhnlich stark vergrössert und verblasst sind und endlich bis auf geringe Reste verschwinden (Taf. XXXIII/XXXIV Fig. 35, Taf. XXXI Fig. 2f.). Das Protoplasma solcher Massen geht ohne Grenze in die homogene Schicht über. Waren grosse Vakuolen in den Syncytiummassen vorhanden, so kann die homogene Gerinnungsmasse ein mehr netzförmiges Aussehen zeigen. Nicht selten trifft man auch rote Blutkörperchen in den Vakuolen des Syncytium, die darin zu Grunde gehen.

Eine besonders starke Entwickelung hat die homogene Substanz in der Decidua capsularis, deren mittlerer Teil ganz daraus besteht, während sie nach der Peripherie sich mehr auf die innere Schicht beschränkt. Dieser mittlere Teil entspricht dem mehrfach beschriebenen etwas helleren glatten Fleck der Fruchtkapsel und ist an der Oberfläche frei von Epithelüberzug. Vom Rande der Kapsel aus erstreckt sich das allmählich mehr und mehr verdünnte und undeutlicher werdende Schleimhautgewebe auf den mittleren Teil, anfangs noch deutlich parallel der Oberfläche gelagerte Drüsenschläuche und kleine Gefässe enthaltend. Das allmählich verdünnte niedrig cylindrische Oberflächenepithel verliert sich vollständig; weiter nach der Peripherie münden

einzelne Drüsen an der Oberfläche. Zwischen den spärlichen spindelförmigen (Decidua-) Zellen treten regellos verstreut eingewanderte ektodermale Zellen auf, die neben kleinen Rundzellen (hier und da mit gelappten Kernen) die einzigen in dem centralen Teil der Kapsel vorhandenen zelligen Elemente sind (Taf. XXXI Fig. 2 e r). Ihre Kerne sind nicht selten senkrecht zur inneren Oberfläche gelagert, langgestreckt, gebogen, Formen, die auf eine Einwanderung der Zellen in die homogene Masse hindeuten. Da viele Kerne Zerfallserscheinungen zeigen, scheint die Substanz der absterbenden Zellen zur Vermehrung der homogenen Gerinnungsschicht beizutragen.

Gefässe.

Besondere Erwähnung erfordert noch das Verhalten der Gefässe der Fruchtkapsel, deren starke Füllung in auffallendem Gegensatz zu dem Fehlen des Blutes im intervillösen Raum steht. In der Decidua basalis finden sich zahlreiche sehr weite Bluträume, ähnlich denen der Decidua vera, welche fast nur durch eine zarte Endothelschicht begrenzt sind. Viele dieser Räume enthalten augenscheinlich koaguliertes Blut, welches von Fibrinstreifen durchzogen wird. Nicht selten sind diese Räume von extravasierten Blutkörperchen umgeben, die in die lockeren Zellenmassen an der Innenfläche der Kapsel vordringen. Andere Gefässe mit gut erhaltener Wand sind oft in den oberflächlichen Schichten der Decidua nachzuweisen, doch gelang es nirgends, einen freien Übergang solcher Gefässe in das Innere der Fruchtkapsel, geschweige denn in den eigentlichen intervillösen Raum nachzuweisen. Einige mit wohlerhaltenen roten Blutkörperchen gefüllte Gefässe endigen wohl in unmittelbarer Nähe der Höhle der Fruchtkapsel, indem ihr Endothel aufhört und das Innere nur noch von den angrenzenden decidualen und ektodermalen Zellen begrenzt wird, so dass ähnliche Bilder, wie bei Siegenbeek van Heukelom entstehen; in der Fortsetzung des Gefässlumens finden sich auch rote Blutkörperchen in Spalten und Kanälchen zwischen den ektodermalen Zellen, doch kann man nirgends von einem eigentlichen Übergang des Gefässlumens in den intervillösen Raum reden. Manche, selbst stark gefüllte Gefässe, die durch die Lockerung der Zellmassen an der Innenfläche der Kapsel vollkommen freigelegt erscheinen, stehen dennoch nicht in Verbindung mit dem Innern. Auch die Seitenteile der Kapsel, die bereits zur Decidua capsularis gehören, enthalten viele, zum Teil sehr weit und stark gefüllte Gefässe, die sich bis in die Nähe des mittleren Teils fortsetzen; nur die letztere selbst ist frei von Gefässen.

Ausser diesen gefüllten venösen Gefässen sind in der Tiefe der Decidua basilaris, teilweise auch bis nahe an die Höhle heranreichend, stark geschlängelte, verhältnismässig dickwandige augenscheinlich

arterielle Gefässe, entweder leer oder schwach gefüllt, sichtbar, doch auch diese lassen sich nicht bis an die Innenfläche verfolgen.

Syncytium und Zellschicht.

Aus den mitgeteilten Beobachtungen über das gegenseitige Verhalten der beiden Schichten des Chorion-Epithels lässt sich meines Erachtens nur der Schluss ziehen, dass beide desselben ektodermalen Ursprungs sind, eine Ansicht, welche jetzt ziemlich allgemein angenommen ist. Indes bezeichnet Langhans, einer der besten Kenner der menschlichen Placenta, die Entstehung des Syncytium aus dem Uterus-Epithel immer noch als eine diskussionsfähige Hypothese, so lange nicht der Nachweis des Zugrundegehens des letzteren positiv erbracht ist.

Was meine eigene Stellung zu dieser Frage anlangt, so möge mir die Bemerkung gestattet sein, dass ich früher bei Gelegenheit der Beschreibung des malignen Chorion-Or-Epithelioms[1]) mich der Ansicht von Langhans-Merttens, Selenka, Kossmann und Gunsser (für die Tubenschwangerschaft) angeschlossen hatte, dass das Syncytium mütterlichen Ursprungs sei. Ich hatte damals noch nicht Gelegenheit gehabt, gut konserviertes Material von normalen menschlichen Eiern aus hinreichend früher Zeit selbst zu untersuchen. Allerdings habe ich selbst mehrfach hervorgehoben, dass es nicht immer gelinge, die Abkömmlinge der beiden Bestandteile des Chorion-Epithels mit Sicherheit von einander zu unterscheiden, und dass namentlich bei der Blasenmole die aus der Auflösung des Syncytium hervorgegangenen isolierten Zellen nicht von solchen der Zellschicht zu unterscheiden seien[2]). Es wäre richtiger gewesen,

[1]) Über die sogenannten „decidualen" Geschwülste etc. Monatsschrift für Geburtshilfe. Bd. I. 1895.

[2]) Über den Bau der Blasenmole, Zeitschrift für Geburtshilfe und Gynäkologie, Bd. 32. 1895. S. 31 der Sep.-Abdr.

daraus auf die thatsächliche Identität der beiden Zellarten zu schliessen. Immerhin war die Möglichkeit vorhanden, dass die mangelhafte Unterscheidung der beiden Zellarten ihren Grund in der nicht besonders geeigneten Konservierung (in Müllerscher Flüssigkeit) hatte. Nachdem ich mich durch die Untersuchung des oben genauer beschriebenen Eies Nr. 1 von dem Vorhandensein ganz ähnlicher Übergangsformen zwischen Syncytium und Zellschicht überzeugt, und andererseits keinen Anhaltspunkt für die Herleitung des Syncytium von dem Uterus-Epithel bei genauer Untersuchung der Fruchtkapsel gefunden hatte, glaubte ich mich für die gemeinsame ektodermale Herkunft der beiden Schichten aussprechen zu dürfen [1]) und fand diese Auffassung durch die Befunde von zweifellosen Übergängen zwischen beiden in einem neuen Fall von maligner Wucherung des Chorion-Epithels bestätigt. (l. c. S. 82.) Ich möchte hervorheben, dass ich zu dieser von der früheren abweichenden Auffassung auf Grund meiner eigenen Untersuchung gelangte, und nicht erst infolge der Arbeit von Peters [2]). Eine bestimmte Überzeugung in einer schwierigen histologischen Frage lässt sich doch nur durch eigene Untersuchung gewinnen.

Langhans [3]) erklärt indes, dass die von mir für den Nachweis des fötalen Ursprungs des Syncytium angeführten Gründe ihn ebensowenig, wie die von Peters überzeugen können; die Bildung isolierter Zellen aus dem Syncytium kann Langhans für die normalen Verhältnisse bis jetzt nicht bestätigen, übrigens könne dieselbe auch kaum die Entstehung des Syncytium aus der Zell-

1) Über das maligne Chorion-Epitheliom. Zeitschr. f. Geburtsh. u. Gynäk. Bd. 39, 1898. S. 4. der Sep.-Abdr.

2) Siehe die darauf bezügliche Bemerkung in dem Sammel-Referat über Chorion-Epitheliom von Max Münter. Centralbl. f. pathol. Anat. XIII. 6/7. S. 225.

3) Syncytium und Zellschicht u. s. w. Beiträge zur Geburtshilfe und Gynäkologie von A. Hegar, Bd. V. 1. 1901.

schichte begründen (l. c. S. 15). Das ist wohl richtig; es handelt sich aber doch zunächst um den Nachweis der Übergänge zwischen den beiden Schichten als Ausdruck ihrer genetischen Identität. Die weitere Frage, welche von beiden Schichten die primäre ist, kann mit Sicherheit nur durch die Beobachtung ganz früher Stadien entschieden werden. Nun spricht Langhans selbst von den ihm aus eigener Erfahrung bekannten Übergangsbildern, die vom primären Syncytium zur sekundären Zellschichte leiten; wenn nur eine Epithellage Chorion und Zotten zu bekleiden schien, so habe diese den Charakter des Syncytium mit zwei Kernreihen, und in ihm bilden sich um die Kerne der tieferen Reihe helle Höfe, die allmählich grösser werden. Dennoch hält er diese recht häufigen Übergangsbilder zur Zeit noch nicht für den wirklichen Ausdruck vitaler Verhältnisse und ist geneigt, sie hauptsächlich einem mangelhaften Erhaltungszustand des Eies (mit nicht frischem Embryo) und ungünstiger Konservierung zuschreiben zu müssen. Die Bedeutung dieser beiden Momente ist gewiss nicht zu unterschätzen, ganz besonders für die mangelhafte Abgrenzung der Zellschichtzellen von dem Syncytium, die u. a. auch Aschoff als Grund für die Zusammengehörigkeit beider Schichten anführte[1]). Jedenfalls würde aber doch die mangelhafte Abgrenzung, auch wenn sie die Folge ungünstiger Konservierung ist, mehr für die gemeinschaftliche Herkunft der beiden Schichten sprechen, als dagegen.

Die Frage, welche von beiden Schichten des Epithels die ursprüngliche ist, ist durch solche Bilder noch nicht mit Sicherheit zu entscheiden, wenn auch die von Langhans geschilderten Zustände, wie ich sie auch besonders in dem Ei in utero (Nr. 3) sehr verbreitet gefunden habe, sehr den Eindruck hervorrufen, dass die hellen Zellen der Langhansschen Schichte

[1]) Apfelstädt und Aschoff, l. c. Sep. S. 20.

gewissermassen von dem Syncytium ausgeschieden werden (Kastschenko[1]), besonders da man nicht selten auch in der oberflächlichen Schichte Kerne findet, die von einem hellen Hohlraum umgeben sind. Da die helle Substanz in den Langhansschen Zellen der Hauptsache nach zweifellos Glykogen ist, könnte man wohl die Bildung der getrennten Zellen ganz auf die Anhäufung dieses Stoffes um die Kerne des Syncytium zurückführen. Indes würde ja eine solche nachträgliche Bildung isolierter Zellen aus dem bereits gebildeten Syncytium, wie ich sie auch an den Zellknoten des jungen Eies Nr. 1 geschildert habe, nicht die ursprüngliche Entstehung des Syncytium aus getrennten Zellen ausschliessen. Sehen wir doch auch bei anderen Gelegenheiten Syncytiumbildungen abwechselnd mit getrennten Zellen auftreten.

Nach Analogie mit dem, was wir bei Tieren beobachten, ist wohl die grössere Wahrscheinlichkeit vorhanden, dass auch beim Menschen das Chorion-Ektoderm ursprünglich aus einer Lage getrennter Zellen besteht und dass daraus erst nachträglich das Syncytium (oder Plasmodium) hervorgeht. Beim Kaninchen[2]) sieht man in der Nähe des Ektodermwulstes das ursprünglich einschichtige Ektoderm mehrschichtig werden, indem sich die hier stärker wuchernden Zellen übereinander schieben; ein Teil der oberflächlichen Zellen bildet kolbige Anschwellungen, die hier und da bereits mehrkernig sind und mit einander zusammenfliessen, indem die ursprünglichen Zellgrenzen verschwinden. Daneben ist bereits eine deutlich abgegrenzte Syncytium-Schicht vorhanden, unter der eine einfache Schicht hoher heller Cylinderzellen, anscheinend von ganz anderer Beschaffenheit, übrig geblieben ist.

[1]) Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. 1885.

[2]) S. Marchand, Beiträge zur Kenntnis der Placentarbildung; die Placenta des Kaninchens; Schriften der Gesellschaft zur Beförderung der ges. Naturw. zu Marburg; Bd. XIII. 3. 1898. — Maximow, Die ersten Entwickelungsstadien der Kaninchen Placenta. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 57. 1900.

Da sich diese ganze Entwickelung noch vor der Anlagerung an die Uterusoberfläche genau verfolgen lässt, so ist ihre Verwechselung mit einer etwaigen Auflagerung vom uterinen Syncytium vollkommen ausgeschlossen[1]).

Die Bildung des letzteren findet übrigens in ganz ähnlicher Weise statt, auch hier macht eine stärkere Vermehrung der Kerne (durch direkte Teilung) innerhalb der stark vergrösserten, aber noch deutlich abgegrenzten Cylinderzellen den Anfang worauf dann die Verschmelzung des Protoplasma erfolgt.

Ohne hier nochmals die bereits vielfach zusammengestellten Ansichten der Autoren über die beiden Schichten des Chorion-Epithels wiederholen zu wollen, beschränke ich mich auf einige neuere Angaben. Während Siegenbeek van Heukelom[2]) sich keine bestimmte Meinung über die Entstehung des Syncytium gebildet, und nur die Beschreibung des mütterlichen Epithels und Gefäss-Endothels ausgeschlossen hat, spricht sich Peters[3]) für die Herkunft des Syncytium von der ektodermalen Zellschicht aus. „Von den einfach kubischen Zellen der centralen Schicht des Trophoblast kann man gegen die Oberfläche desselben fortschreitend alle Übergänge von diesen bis zu jenen riesigen Gebilden (d. h. vielgestaltigen Syncytiummassen) verfolgen)" (S. 49). In der vorausgehenden und nachfolgenden Beschreibung schildert Peters jedoch Veränderungen der Kerne und Zellen des Trophoblastes, die ich nur als degenerative Zustände der ektodermalen Zellen auffassen kann. Blähung der

[1]) Gegenüber dieser klaren Thatsache sind mir die mehrfach von Kossmann geäusserten Zweifel vollkommen unverständlich. Siehe Diskussion über einen Vortrag von Opitz, Vergleich der Placentarbildung etc. Zeitschrift für Geburtshilfe und Gynäk. Bd. 41.

[2]) Über die menschliche Placentation. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. 1898.

[3]) H. Peters, Über die Einbettung des menschlichen Eies. Leipzig u. Wien 1899.

Kerne bis zum vollständigen Zerfall, Vakuolenbildung, Verwaschung der Zellgrenzen unter dem „chemisch korrodierenden Einfluss" des Blutes, welches sogar noch mit seinen eigenen körperlichen Elemente zur Bildung des Syncytium beitragen soll, das sind Degenerations-Erscheinungen, teils in den Zellschichtzellen, teils im bereits gebildeten Syncytium, aber nicht Bildungs-Vorgänge. Peters bezeichnet ausdrücklich eine unter dem korrodierenden Einfluss des Blutes stattfindende „Durchtränkung, Aufquellung, eine wesentliche Veränderung und ein Zugrundegehen des Trophoblastes" als zweifellose Vorstufen des späteren Syncytium. Als Illustration dient z. B. die Fig. 14 (Tr. b), in welcher augenscheinlich Degenerationszustände der ektodermalen Zellen und des bereits ausgebildeten Syncytium als „syncytial sich verändernder Trophoblast" bezeichnet werden. Auch über das Verhalten der dünnen endothelartigen Protoplasmalage über der einreihigen Zellschicht erfahren wir nichts näheres, als dass sie in die vorher erwähnten unregelmässig geformten Protoplasmaschollen übergeht. Über die Art und Weise, wie sich die erste Syncytiumschicht aus den ektodermalen Zellen bildet, ist weder aus der Beschreibung noch aus den (übrigens sehr schönen) Abbildungen von Peters etwas bestimmtes zu entnehmen [1]).

1) Bei der Betrachtung der Petersschen Abbildungen konnte ich mich dem Eindruck nicht entziehen, dass vielleicht nicht alles von dem Autor als „Syncytium" beschriebene wirklich als solches aufzufassen sei. Peters weist selbst darauf hin, dass das Syncytium an vielen Stellen eine starke Abflachung durch den Druck des andrängenden Blutes erlitten habe und dadurch endothelartig geworden sei; dabei wäre nicht recht verständlich, warum die demselben Druck ausgesetzte Zellschicht die Abflachung nicht erlitten hätte. Nun ist wohl bekannt, dass das „Syncytium" nicht selten eine starke Abplattung durch Dehnung erfahren kann, aber Bilder, wie sie z. B. Fig. 16 und besonders Fig. 17 Taf. VII, sowie namentlich Fig. 22 zeigen, sehen nicht sehr danach aus. Auf der letzteren Figur zeigt die Zellschicht stellenweise ein Mehrschichtigwerden der Kerne, wie bei der beginnenden Syncytiumbildung und darüber liegt ein scharf abgegrenztes Zellhäutchen mit spindelförmigen, weit auseinandergerückten dunkelgefärbten Zellkernen; ähnlich Fig. 17. Ohne eigenes

Giacomini[1]) teilt eine interessante Beobachtung mit, die er an einem abortiven Ei von 12 und 10 mm Durchmesser machte. An einigen ziemlich ausgedehnten Stellen der zottenreichsten Teile des Chorion waren die Zellen der oberflächlichen Schicht nicht vollständig verschmolzen, so dass, mit Rücksicht auf die Lage der Kerne, diese Schicht das Aussehen eines cylindrischen oder kubischen Epithels hatte, welches innig mit der darunter liegenden Schicht verbunden war, deren Elemente sich von denen der oberen durch ihre Gestalt, Färbung und Anordnung unterschieden. Streng genommen fehlte das Syncytium also hier infolge der unvollständigen Verschmelzung der Zellen; verfolgte man diese Stellen weiter, so zeigte sich, dass sie kontinuierlich in die normal beschaffenen übergingen; an allen Zotten war das Syncytium normal (an einem abgebildeten Zottenquerschnitt sind indes Zellgrenzen angegeben). Giacomini weist auf die Wichtigkeit dieser Beobachtung hin, ohne jedoch ihre Bedeutung zu diskutieren. Sie scheint für die Entstehung des Syncytium durch Verschmelzung ursprünglich ge-

Studium der Präparate vermag ich jedoch kein bestimmtes Urteil über diesen Punkt abzugeben. Jedenfalls ist an diesen Stellen von Übergängen zwischen Zellschicht und Syncytium nichts zu sehen.

(Nachdem ich durch die Liebenswürdigkeit des Herrn Dr. Peters bei Gelegenheit der Naturforscherversammlung in Karlsbad Gelegenheit erhalten habe, einen Teil der Präparate in Augenschein zu nehmen, stehe ich nicht an, zu erklären, dass dieselben den Zusammenhang der beiden Schichten sehr viel deutlicher zeigen, als die Abbildungen. Zum Teil liegt dies wohl daran, dass die Schnitte inzwischen noch einmal nachgefärbt sind. Ausserdem sind in den Figuren die Zellgrenzen der unteren Schicht viel schärfer als an den Präparaten. An den letzteren erhält man viel mehr den Eindruck, dass die Zellen der unteren Schicht ohne scharfe Grenze in die oberflächliche Protoplasmaschicht mit abgeplatteten Kernen übergehen, dass aber auch kaum eine kontinuirliche Schicht kubischer oder cylindrischer Zellen vorhanden ist, sondern mehr das gewöhnliche Bild von hellen Räumen um die Kerne der unteren Reihe. Wie weit nun hier die Konservierung in Müllersche Flüssigkeit einen Einfluss gehabt haben mag, ist schwer zu entscheiden. Zusatz bei Correktur.)

1) Sur les anomalies de développement de l'embryon humain. Archives ital. de Biologie, vol. 27. 1. 1897.

trennter Zellen zu sprechen. Das Ei soll längere Zeit in schwachem Alkohol gelegen haben, war also wohl nicht tadellos erhalten. Ich möchte dazu bemerken, dass ich selbst niemals deutlich getrennte Zellen in der oberflächlichen Schicht habe konstatieren können, so oft ich auch danach gesucht habe; indes habe ich bei Aborten, die in Müllerscher Flüssigkeit gelegen hatten, zuweilen Stellen gesehen, die an das beschriebene Bild erinnerten, indem die Kerne durch Zusammendrängung ganz nach Art der Kerne eines cylindrischen Epithels angeordnet waren. Auch der freie Rand zeigte entsprechend der einzelnen Kerne kleine rundliche Hervorragungen, wodurch die Ähnlichkeit mit Cylinderzellen noch erhöht wurde. Zellgrenzen waren aber nicht sichtbar.

Paladino[1]) giebt eine gute Abbildung des zweischichtigen Epithels; die Kerne der oberflächlichen Lagen sollen sich amitotisch vermehren; hier und da fand sich ein Bürstenbesatz. Der Autor spricht sich für die fötale Natur des Syncytium aus.

A. Spuler[2]), der unter C. Ruge eine mit Pikrin-Sublimat-Essigsäure konservierte Blasenmole untersuchte, schildert kurz das Verhalten der beiden Schichten des Epithels; an manchen Stellen fand er keine Grenze zwischen „ektodermalem" und „syncytialem" Protoplasma; auch die Kerne des Syncytium sollen an dieser Stelle noch denen der tieferen Schicht ähnlich gewesen sein, woraus er auf eine Umwandlung von Ektodermzellen in Syncytium schliesst. Ob die Bilder aber schon ausreichend sind, um diesen Schluss zuzulassen, ist mir etwas zweifelhaft.

Wesentlich abweichend ist die Darstellung, welche Kollmann von der Bildung der beiden Epithelschichten bei Ma-

[1]) Sur la structure des villosités du chorion humain au début du développement. Archives de Biologie, vol. XXXI. 1899.

[2]) Beitrag zur Histologie der Blasenmole. Zeitschr. f. Geburtshilfe u. Gynäk. Bd. 40. I.

cacus und beim menschlichen Ei giebt[1]). Bei ersterem sollen die ektodermalen Zellen beim Eindringen des Mesoderms in die anfangs rein epithelialen Zotten sich stark vermehren und einen Mantel von 2—3 Schichten bilden, die nicht streng von einander abgegrenzt sind und die Form eines Syncytium zeigen. Darin sollen Mitosen häufig sein, was den bisherigen Erfahrungen durchaus widersprechen würde. Nach und nach treten auf nicht näher beschriebene Weise in dem Epithelmantel zwei verschiedene Schichten auf, an denen die äussere („Deckschicht") hell und mit blassen Kernen versehen, die innere dunkel ist. Die hellere Deckschicht tritt zunächst an kleinen umschriebenen Stellen auf, die sich mehr und mehr vergrössern. Beide Schichten sind also des gleichen fötalen Ursprungs. Bei dieser Darstellung ist aber nicht ganz verständlich, wie sich nachträglich eine gesonderte Syncytiumschicht bildet, während von vornherein das ganze Epithel diesen Charakter haben soll. Die Art der Konservierung, die hier für die Beurteilung von Wichtigkeit wäre, ist leider nicht angegeben.

Bei einem menschlichen Ei vom Ende der dritten Woche, welches kurze Zeit in schwachem Alkohol, dann in Pikrinsäure-Sublimat konserviert war, fand Kollmann[2]) die Deckschicht an sehr vielen Zotten (auffallenderweise) schon abgehoben von der Langhansschen Schicht. An der abgebildeten Zotte (Fig. 1) zeigt aber das Epithel, welches demnach allein der Langhansschen Schicht entsprechen würde, fast überall eine Anordnung der Kerne in mehreren unregelmässigen Reihen, ohne Zellgrenzen. Dieses Bild würde dem des ganzen Epithelüberzuges entsprechen, wie man ihn, für gewöhnlich bei nicht sehr guter Konservierung bei mittlerer Vergrösserung zu sehen be-

[1]) Über die Entwickelung der Placenta bei den Makaken. Anat. Anz. XVII. N. 24/25.

[2]) Kreislauf der Placenta, Chorionzotten und Telegonie. Zeitschr. f. Biologie, Bd. 42. 1902.

kommt. Das unregelmässig begrenzte Häutchen mit kleinen dunklen Kernen, welches der rechten Seite lose anliegt und die abgelöste Deckschicht darstellen soll, ist mir daher unverständlich, wenn es sich nicht einfach um fibrinöse Gerinnungen mit eingelagerten Kernen handelt. Auf einer zweiten Abbildung (Fig. 2) sind zwei Zottenquerschnitte von einer einfachen Schicht mit platten Kernen ohne Zellgrenzen bedeckt, die als Langhanssche Schicht bezeichnet wird; auch hier soll die Deckschicht abgelöst zwischen den Zotten liegen.

Jedenfalls ist dies ein Bild, welches durchaus nicht den normalen Verhältnissen entspricht. Weiterhin schildert Kollmann an demselben Ei die Deckschicht als eine anfangs homogene durchsichtige, gänzlich kernlose Lage, während die darunter liegende als Langhanssche Schicht bezeichnete dunkle Protoplasmaschicht zahlreiche, in unregelmässiger Reihe übereinander gelegene dunkle Kerne enthält, zwischen denen Zellgrenzen nicht erkennbar sind. Das Bild ist nach meiner Ansicht nur so zu erklären, dass die dunkle Schicht das ganze, infolge mangelhafter Konservierung nicht deutlich differenzierte Epithel darstellt, an dem sich eine oberflächliche (vielleicht aus dem Bürstenbesatz hervorgegangene) Schicht durch Quellung abgehoben hat. Andere Abbildungen zeigen die bekannte kolbenförmige Wucherung des Syncytium mit meist undeutlich begrenzten Kernen und scharf abgesonderter Langhansscher Schicht.

Über das ursprüngliche Verhältnis der beiden Schichten zu einander lässt sich aus der Beschreibung Kollmanns nichts Bestimmtes entnehmen, wenn auch die Annahme einer einheitlichen Entstehung der beiden Schichten am meisten Wahrscheinlichkeit hat.

Selenka[1]) hat bei der Untersuchung früher Stadien der

[1]) Studien über Entwickelungsgeschichte der Tiere; 8. Heft. 1900.



Fig. 2.

s
z
s
ez
z
zs
f
s
ez
dc
ez
s'
s'

Placenta von Semnopithecus und Cercopithecus über die Entstehung des Syncytium keine Auskunft erhalten; mit Rücksicht auf die Umwandlung der von ihm in dieser Placenta beobachteten eigentümlichen „Zellnester“ in ein Syncytium liege aber die Vermutung nahe, es möge auch das Zotten-Syncytium direkt dem Uterus-Epithel entstammen. Die (sehr schöne, aber sehr schematisch gehaltene) Abbildung Taf. II A spricht nicht sehr zu Gunsten dieser Ansicht. Selenka ist der Meinung, dass das Zotten-Syncytium die Aufgabe hat, das Uteringewebe zu zerstören und ausserdem die Nahrungsaufnahme für den Embryo zu vermitteln. Bekanntlich hat Selenka früher sehr bestimmt die Herkunft des Syncytium vom mütterlichen Epithel beim Menschen angenommen[1]).

Auch Strahl[2]) ist geneigt, an der Anschauung von der mütterlichen Abstammung der Deckschicht festzuhalten.

Was meine eigenen Beobachtungen anlangt, so halte ich das Ei Nr. 1 für hinreichend gut konserviert, um ein Urteil über das gegenseitige Verhalten der beiden Schichten zu gestatten. Ich kann indes nur wiederholen, dass ich trotz oft wiederholter genauester Untersuchung Zeichen einer Verschmelzung der hellen ektodermalen Zellen untereinander oder mit dem Syncytium nirgends habe entdecken können. Die ersteren sind ausnahmslos so scharf begrenzt und durch ihre Helligkeit so deutlich von dem Syncytium verschieden, dass ein Zweifel kaum möglich erscheint. Die weniger deutliche Abgrenzung der Zellen an anderen Präparaten kann ich daher nur auf eine weniger vollkommene Konservierung beziehen, da man doch kaum die deutliche Begrenzung der Zellen, wie sie hier vorliegt, als einen Mangel bezeichnen kann. Allerdings muss berücksichtigt werden, dass auch in diesem Ei der Embryo abgestorben war und dass eine

1) Centralbl. f. Biologie, Bd. X. 24. 1891.

2) Die Embryonalhüllen der Säuger. Hertwigs Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwickelungsgeschichte, S. 345, 1902.

Cirkulation in den Zottengefässen nicht mehr stattgefunden hatte. Es ist also die Möglichkeit nicht auszuschliessen, dass die pralle Füllung der ektodermalen Zellen und ihre dadurch bedingte scharfe Abgrenzung schon der Ausdruck einer gewissen Ernährungsstörung ist.

In dem Ei Nr. 2 sind die Zellen ebenfalls gut begrenzt und hell, jedoch ist das Epithel nicht so gleichmässig gut erhalten; in dem dritten Objekt ist die Verschiedenheit der beiden Schichten sehr viel weniger deutlich, ja es hat oft den Anschein, als löse sich das Syncytium in einzelne Zellkörper auf, indem sich um die Kerne ein heller Hof bildet.

Die Entstehung des Syncytium aus der ektodermalen Zellschicht halte ich mehr für eine theoretische Forderung. Was sich beobachten lässt, ist eigentlich nur, dass einzelne Kerne der Zellschicht aus der Reihe kommen und, anfangs noch mit einem schmalen hellen Hof umgeben, in das Syncytium überzutreten scheinen. Bilder, die für eine Verschmelzung der Zellen mit dem Syncytium zu sprechen scheinen, können aber wohl auch durch etwas schräge Schnittrichtung entstehen.

Auf der anderen Seite halte ich es nicht für ausgeschlossen, dass Kerne aus dem Syncytium an die untere Grenze rücken und sich hier wieder mit einem hellen Hof umgeben. Der ausserordentlich grosse Wechsel, der in der Verteilung und gesamten Ausbildung der hellen Langhansschen Zellen an demselben Ei dicht nebeneinander vorkommt, scheint dafür zu sprechen, dass hier eine beständige Veränderung funktioneller Art vorkommt. Dafür sprechen auch die Erscheinungen an pathologischen Neubildungen des Chorion-Epithels (s. oben).

Überall finden wir bereits ein fertiges Syncytium vor, dessen Kerne sich durch direkte Teilung vermehren; über die erste Entstehung desselben können wir daher noch keine positiven Angaben machen. Die Zerklüftung des ausgebildeten Syncytium in einzelnen Zellen, die genau dieselbe Beschaffenheit haben,

wie die aus den isolierten Langhansschen Zellen hervorgegangenen Elemente, lässt aber nur die Annahme einer gemeinsamen Entstehung zu.

Einlagerung des Eies in die Uteruswand.

Die bis vor kurzem allgemein gültige Annahme, dass das menschliche Ei sich an die Innenfläche der Uterusschleimhaut anlege und sodann von einer Wucherung der Decidua umschlossen werde, dass also die Höhle der Fruchtkapsel ursprünglich ein abgetrennter Teil der Uterus-Höhle sei, ist durch das von Peters beschriebene Ei wesentlich erschüttert worden. Graf v. Spee hatte durch mühevolle Untersuchung den Nachweis liefern können, dass das Ei der Meerschweinchen unmittelbar nach seiner Anlagerung an die Innenfläche des Uterus das Epithel der Schleimhaut zerstört und durch die entstandene Lücke in die letztere selbst hinein gelangt. Er hatte bereits auf Grund dieses Befundes die Vermutung geäussert, dass es sich beim menschlichen Ei ähnlich verhalten möchte. [1])

Peters fand das menschliche Ei in die Schleimhaut des Uterus eingesenkt; die dasselbe einschliessende Kapsel war an einer Stelle noch nicht vollständig verwachsen, sondern durch eine geronnene Masse verlegt, die Peters mit dem nicht besonders treffenden Namen „Gewebspilz" bezeichnete. Nach seiner Beschreibung war diese pilzförmig ausgebreitete Masse der Hauptsache nach ein Gerinnungsprodukt aus Fibrin, roten Blutkörperchen und grösstenteils zerfallenen weissen Blutkörperchen mit spärlichen in das Coagulum hinein gelangten fötalen Elementen zusammengesetzt, also kein „Gewebe" im eigentlichen Sinne. Ob dieses pilzförmige Gerinnsel, welches den Abschluss der Fruchtkapsel bildet, ganz den unveränderten natürlichen

[1]) Die Implantation des Meerschweincheneies in die Uteruswand. Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie, Bd. III. 1901.

Verhältnissen entspricht, ist bei dem Mangel von Vergleichs-Objekten von Menschen schwer zu sagen; dass der Abschluss der Kapsel aber durch eine geronnene Masse und nicht durch das Gewebe der Schleimhaut selbst hergestellt wird, geht auch aus einigen anderen Befunden hervor.

Mit dem Nachweis des Eindringens des Eies in die Uterus-Schleimhaut hat auch die von vielen Seiten noch festgehaltene Annahme einer Auskleidung der Fruchtkapsel mit mütterlichem Epithel ihren Boden verloren.

Durch die Untersuchung der Placentarbildung bei zahlreichen Tierarten, bei welchen die Bildung einer Decidua capsularis nicht vorkommt, ist festgestellt, dass das uterine Epithel, auch wenn es zuvor eine sehr beträchtliche Wucherung und Syncytiumbildung durchmacht, durch das an der Oberfläche angelagerte Ei zum grossen Teil zerstört wird, wenn auch zwischen den einzelnen Tierarten grosse Verschiedenheiten vorkommen mögen; und zwar wird diese Zerstörung durch die wuchernden ektodermalen Zellen bedingt, gleichviel ob dieselben vorher ein vielkerniges Syncytium oder Plasmodium bilden, oder ob sie als isolierte Zellen erhalten blieben. Dabei kann eine so innige Vermischung der fötalen und mütterlichen Protoplasmamassen und ihrer Kerne vorkommen, dass es stellenweise ganz unmöglich ist, beide scharf auseinander zu halten. Die Zerstörung des mütterlichen Gewebes durch die eindringenden ektodermalen Elemente scheint also die Bedeutung einer geradezu gesetzmässigen Erscheinung zu haben. Durch gleichzeitige Wucherung der mütterlichen Gefässe entsteht das eigentümliche, aus embryonalen und mütterlichen Elementen gemischte Gewebe, welches Hubrecht[1]) (beim Igel) als „Trophospongia" bezeichnete.

[1]) A. W. Hubrecht, Studies in mammalian embryology; the Placentation of Erinaceus europaeus. Quarterly Journal of microscop. Science, Vol. XXX. 1890.

Das im vorhergehenden beschriebene Ei im Uterus scheint mir nun, obwohl es erheblich älter und weniger gut erhalten war als das Peterssche, dennoch sehr wohl zur Beantwortung der Frage verwertbar zu sein, wie sich das Ei zu der Uterusschleimhaut verhält, und zwar lässt sich nach meiner Meinung dieses Verhalten nur in dem Sinne deuten, dass das Ei thatsächlich in die Schleimhaut hineingelangt und sich im Innern derselben eine allmählich an Ausdehnung zunehmende Höhle bildet. Der Umstand, dass die Fruchtkapsel in ihrem unteren Abschnitt (d. h. in dem dem Orificium uteri genäherten Teile) sich scheinbar polypös über das Niveau der umgebenden Decidua erhebt, kann nicht gegen diese Annahme verwertet werden, da diese polypöse Erhebung des einen Randes durch die Bildung der Fruchtkapsel am Übergang der hinteren auf die vordere Wand des Uterus bedingt ist. Weiter nach aufwärts verstreicht die Vorwölbung allmählich, so dass der obere Teil der Fruchtkapsel nur noch eine ganz flache Erhabenheit bildet, die von unveränderter drüsenhaltiger Schleimhaut bedeckt ist.

Die Dicke der Decidua basalis, welche im unteren Teile noch ziemlich beträchtlich ist, verschmälert sich nach aufwärts mehr und mehr, so dass sie im mittleren Teile der Fruchtkapsel kaum noch die Hälfte der Dicke der umgebenden Decidua besitzt. Dass diese beträchtliche Verdünnung nicht etwa die Folge einer einfachen Abflachung und Verdrängung der Drüsenschichte durch das wachsende Ei, sondern einer wirklichen Zerstörung der Schleimhaut ist, geht aus der histologischen Beschaffenheit (der inneren Schicht) hervor. Ganz besonders wichtig ist zunächst das Verhalten der Drüsen. Die früher so widersprechend beantwortete Frage, ob an der Innenfläche der Fruchtkapsel sich freie Drüsenmündungen finden oder nicht, löst sich in sehr natürlicher Weise, wenn man berücksichtigt, dass das Ei bei seinem Wachstum im Innern der gewucherten Schleimhaut eine grössere Anzahl Drüsen nicht einfach auseinander-

drängt, sondern wirklich zerstört, so dass nur noch ihre basalen Teile erhalten bleiben, ähnlich wie auch bei der Placenta des Kaninchens, des Hundes und anderer Tiere die Drüsenmündungen zerstört werden, während die tieferen Teile erhalten bleiben und gewisse Veränderungen durchmachen. Freie Drüsenmündungen können sich daher an der Innenfläche nicht finden, wenn auch die Reste derselben oft in ihrer unmittelbaren Nähe sichtbar werden. Die in der Decidua basalis befindlichen Teile der Drüsen sind im Vergleich mit den benachbarten Drüsen auffallend erweitert, was wohl grösstenteils auf die Ansammlung von Sekret nach Verschluss der Mündungen zurückzuführen ist. Nur die an der Grenze der Muskelschichte befindlichen Teile der Drüsen bleiben eng. Im ganzen haben die erweiterten Drüsen ihre ursprüngliche Richtung gegen die Oberfläche noch beibehalten; auch die in den Seitenwänden der Kapsel verlaufenden im ganzen schmalen und langgestreckten Drüsen weichen nur wenig von ihrer Richtung ab, und wenden sich erst in dem stärker verdünnten Teile der Kapsel im Bogen zur Oberfläche, während sich die Schleimhaut hier immer mehr verschmälert.

Die früher angenommene Überwallung des Eies durch die umgebende Decidua musste bei näherer Überlegung Bedenken hervorrufen. Schon Reichert war es nicht entgangen, dass das Ei in seinem Falle unter dem Niveau der umgebenden Schleimhaut sass, und dass eine eigentliche wallförmige Erhebung der letzteren in der Umgebung des Eies nicht vorhanden war. Er nahm aber zur Erklärung seine Zuflucht zu der Annahme einer napfförmigen Vertiefung der Oberfläche, deren Epithelbekleidung auch in der bereits geschlossenen Kapsel erhalten sein sollte. Diese letztere Ansicht wurde auch später von denjenigen geteilt, die eine wirkliche Abkapselung eines Teiles der Uterushöhle annahmen (His[1]), während von einigen Autoren

[1]) Die Umschliessung der menschlichen Frucht etc. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. 1897.

has frühzeitige Zugrundegehen des Epithels in der Kapsel behauptet wurde. Mit dieser Frage hängt selbstverständlich auch die Auffassung des sogenannten Syncytium eng zusammen; ein Teil der Autoren glaubte die vielkernigen Protoplasmamassen, die nicht selten die Innenfläche der Kapsel stellenweise bedeckten, auf das umgewandelte Uterus-Epithel zurückführen zu müssen; andere leiteten den gesamten syncytialen Überzug des Chorion von derselben Quelle ab, während wieder andere (Hofmeier[1]), Leopold[2]) diese vielkernigen Protoplasmamassen zwar für uteriner, jenen Überzug aber für fötaler Herkunft hielten. Paladino[3]), der ebenfalls die Höhle der Fruchtkapsel für einen abgetrennten Teil der Uterushöhle erklärt, lässt das Epithel der Innenfläche vollständig zu Grunde gehen. Seine Darstellung, dass die Kapselbildung auf einen doppelten Ursprung zurückzuführen sei, auf eine Umwallung von der Decidua und zweitens auf eine eigentümliche Abspaltung eines Decidua-Balkens, beruht augenscheinlich auf einer Täuschung durch eine zufällige Ablösung oder Faltenbildung der Decidua. Auch Hofmeier erwähnte eine Spaltung der Decidua, durch welche sich die Höhle der Kapsel vergrössern sollte, doch erweckt seine von einem abortiven Ei entnommene Beschreibung ebenfalls die Vorstellung, dass es sich nur um eine zufällige Lückenbildung gehandelt habe.

Die Zerstörung der Schleimhaut wird, wie sich aus der vorhergehenden Darstellung ergiebt, durch die überall eindringenden ektodermalen Zellen bewirkt, wie ich es, allerdings in noch höherem Grade, bei der Blasenmole beschrieben habe. Das Eindringen der ektodermalen Zellen lässt sich aber

[1]) Beiträge zur Anatomie und Entwickelung der menschlichen Placenta. Zeitschr. f. Geburtsh. u. Gynäk. Bd. 35. Sep.-Abdr.

[2]) Uterus und Kind, Text und Atlas 1897.

[3]) G. Paladino, Della Genesi degli spazii intervillosi della Placenta umana. R. Accademia di Sc. fis. e mat. di Napoli. T. 6–7 1899.

auch in normalen Verhältnissen bis in die späteren Stadien der Schwangerschaft verfolgen; wir finden die Erscheinung sehr ausgebildet in einer Placenta vom zweiten Monat, von der mir Präparate zur Verfügung stehen, sie wurde von uns an der Placenta vom dritten Monat beobachtet[1]), sie findet sich aber auch noch sehr ausgesprochen in der Decidua basalis vom sechsten Monat, und sie fehlt auch noch nicht ganz in der reifen Placenta. Doch treten allmählich mehr und mehr die vielkernigen Protoplasmamassen in den tieferen Schichten der Decidua basalis und an der Grenze der Muskulatur in den Vordergrund. Diese letzteren fehlen in diesem frühen Stadium in der eigentlichen Decidua basalis noch gänzlich, nur an der Innenfläche der Kapsel, und von hier aus auch in die Ausbuchtungen und Spalten derselben vordringend, finden sich die grossen syncytialen Massen, die bei ihrem Untergang zur Bildung der homogenen Gerinnungsschicht (Fibrinstreifen von Langhans-Nitabuch) beitragen.

Das wachsende Ei verhält sich also zu der umgebenden Uterus-Schleimhaut ganz ähnlich wie eine maligne Neubildung; es „frisst sich" gewissermassen in dieselbe ein, wie es Graf v. Spee auch für das Ei des Meerschweinchens im frühesten Stadium darstellt. Genau dasselbe Verhalten zeigt auch das Ektoderm bei der Tubenschwangerschaft (Kühne), gleichviel ob das Ei sich zwischen zwei benachbarten Tubenfalten festsetzt, oder ob es (nach Füth) in die Tubenschleimhaut selbst hinein gelangt.

Immerhin scheint der Grad der Einwanderung der ektodermalen Zellen in den ersten Stadien der Gravidität recht

1) cf. Blasenmole l. c. S. 38; Pels-Leusden, Zeitschr. f. Geburtsh. u. Gynäk. Bd. 36. S. auch K. Ulesko-Strogenowa, Zur Frage der Entstehung des Zwischenzottenraumes; Monatsschr. f. Geburtsh. u. Gynäk. Bd. V. 1897; Apfelstädt u. Aschoff, Arch. f. Gynäk. Bd. 50.

grosen Verschiedenheiten unterworfen zu sein. In der Fruchtkapsel des Eies Nr. 1 ist sie erheblich geringer, so dass hier die Deciduen-Zellen die Hauptmasse des Gewebes bilden.

Bildung und Inhalt des intervillösen Raumes.

Die Mehrzahl der neueren Autoren hat sich dafür ausgesprochen, dass das mütterliche Blut schon in sehr früher Zeit in den intervillösen Raum hinein gelangt, oder dass der intervillöse Raum überhaupt durch die Bildung von Blutlakunen aus mütterlichen Gefässen, welche ihr Endothel verlieren zu stande kommt. Es fehlt jedoch auch nicht an Vertretern der entgegengesetzten Ansicht, dass der Zwischenzottenraum normalerweise in den ersten Stadien der Schwangerschaft kein Blut enthält.

Einige Autoren, die in der Lage waren, sehr junge menschliche Eier im Uterus zu untersuchen, machen über diesen wichtigen Punkt keine oder nur ungenaue Angaben; doch lassen sich auch daraus gewisse Schlüsse ziehen. Wenn z. B. Reichert[1]) sagt, dass die Mitte der Fruchtkapsel einen pelluciden Fleck bildet, dass die „Narbe“ sehr dünn war, und die pellucide Frucht durchschimmern liess, so kann man daraus mit einiger Wahrscheinlichkeit entnehmen, dass die Fruchtkapsel nicht mit Blut angefüllt war; auch ist kaum anzunehmen, dass Reichert bei seiner genauen Beschreibung das Vorhandensein von Blut in der eröffneten Kapsel gar nicht erwähnt hätte.

Unter den Neueren spricht His nicht von einem blutigen Inhalt, ja er äussert gewisse Bedenken, ob die intervillösen Räume von früher Zeit ab mit Blut gefüllt seien; wenn bei pathologischen Fehlgeburten das Ei oft in einem dichten Blut-

[1]) Abhandl. der Berliner Akademie der Wissensch. 1873. S. 1.

gerinnsel stecke, so dürfe man das nicht als normal ansehen. Ebenso stellt Graf v. Spee[1]) das Vorhandensein von Blut in der Fruchtkapsel in Abrede, ferner Paladino[2]) (Ei von drei bis vier Wochen), endlich Kollmann (für Eier bis zu sechs Wochen).

Auf der anderen Seite hält Hofmeier es für zweifellos „dass bereits in der dritten Schwangerschaftswoche eine breite Verbindung des intervillösen Raumes mit dem mütterlichen Gefässsystem besteht". (l. c. S. 33.) Leopold meint sogar die Füllung der intervillösen Räume schon bei seinem auf 7—8 Tagen geschätzten Ei mit voller Sicherheit nachgewiesen zu haben. Aus seiner Beschreibung geht dies jedoch keineswegs hervor, denn die strukturlosen, z. T. körnigen, krümeligen Massen, welche ganz deutliche feinste, rundliche blassrötliche Gebilde — und nicht einmal in Mengen — enthielt, die als „rote und weisse Blutkörperchen" gedeutet werden, spricht nicht gerade für eine normale Füllung mit Blut. Allerdings ist dabei zu berücksichtigen, dass die Fruchtkapsel bereits in frischem Zustand angeschnitten, der Uterus danach in Alkohol gehärtet war, was natürlich erhebliche Veränderungen zur Folge haben musste. Nun giebt Leopold freilich an, dass man an verschiedenen Stellen ganz deutlich sieht, „wie sich oberflächliche Kapillaren mit ihren Mündungen in den Zwischenzottenraum öffnen" (S. 10), indes ist aus dieser kurzen Beschreibung und der Abbildung bei schwacher Vergrösserung wenig sicheres über diese schwierig zu eruierenden Verhältnisse zu entnehmen.

In seinem zweiten, auf 14 Tage geschätzten aber jedenfalls älteren Ei, bei welchem zahlreiche Verbindungen zwischen den Blutgefässen und der Decidua basalis und capsularis mit der Fruchtkapsel mit Sicherheit nachzuweisen gewesen sein sollen,

[1]) Beobachtungen an einer menschlichen Keimscheibe. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. 1889.

[2]) G. Paladino, l. c.

fand Leopold die Zwischenzottenräume in allen Schnitten mit Blut gefüllt.

Die grösste Bedeutung kommt zweifellos den beiden neuesten Beschreibungen junger menschlicher Eier im Uterus durch Siegenbeek van Heukelom und Peters zu.

Siegenbeek van Heukelom beschreibt die Einmündung der mütterlichen Kapillaren in den intervillösen Raum, welche er auf die Zerstörung der Endothelwand durch die ektodermalen Zellen und Eintritt des Blutes in Lücken der Trophoblast-Schicht zurück führt, die er durch Degeneration in den anfangs soliden Zellmassen entstehen lässt.

Peters schildert ebenfalls sehr eingehend den Übergang von mütterlichen Kapillarröhren in die Blutlakunen des Trophoblastes durch Schwund des Endothels an der dem Ei zugekehrten Wandung, ferner beschreibt er auch neugebildete Kapillarsprossen innerhalb der peripherischen Teile der Trophoblastschicht. Das Blut, welches in den Trophoblast einbrach, hat sich in die Lakunen bis an die Eiperipherie hinein gewühlt, so dass die verdünnten Trophoblastreste gegen das Eiinnere häufig buckelförmig vorgewölbt sind (S. 48). Nach der Abbildung (Fig. 1) ist die pralle Füllung der Bluträume auffallenderweise am stärksten an der Seite der Reflexa in der Gegend des die Kapsel bedeckenden Coagulum. Die Vergrösserung des intervillösen Raumes geschieht nach Peters hauptsächlich dadurch, dass die Trophoblastschale durch die „korrodierende Wirkung" des Blutes und durch das Einwachsen des Mesoderms schliesslich überall auf die „einreihige Langhanssche Zellschicht" (?) reduziert wird (S. 59).

Trotz des ausgezeichnet guten Erhaltungszustandes des Petersschen Eies kann ich doch das Bedenken nicht unterdrücken, dass die auffällig starke Anhäufung von Blut in den ektodermalen Lakunen nicht ganz den normalen Verhältnissen entspricht, und dass die mit Blut gefüllten, sehr unregelmässigen

18*

Räume, die ja nach Peters eigener Auffassung durch ein „Hineinwühlen" des Blutes in den Trophoblasten entstanden sein sollen, mit dem späteren intervillösen Raum nicht gleichbedeutend sind. Das Vorkommen pathologischer Extravasatbildungen ist wohl nie ganz auszuschliessen; Peters weist selbst an gewissen Stellen darauf hin. Die Todesart (Vergiftung durch Kali kausticum) konnte das Auftreten von Blut-Extravasaten wohl begünstigen, ebenso wie die tödliche Verbrennung in dem Falle von Siegenbeek van Heukelom. Dass von einer regelmässigen Cirkulation, d. h. einem beständigen Zu- und Abfluss des Blutes, wenn auch unter Voraussetzung einer erheblichen Herabsetzung der Strömungsgeschwindigkeit, in diesen ganz regellosen, überall von auseinander gerissenen ektodermalen Zellmassen (die notorisch die Gerinnung begünstigen) begrenzten Räumen nicht die Rede sein kann, ist wohl sicher. Nun ist es sehr wohl möglich, ja sogar als sicher anzunehmen, dass bei der normalen Einbettung des Eies solche Extravasatbildungen im Ektoderm aus arrodierten Gefässen stets vorkommen, aber schwerlich werden sie normalerweise den hohen Grad, wie in dem Petersschen Ei, erreichen. Das Ei würde in diesem Fall dem Untergang verfallen. Ich möchte glauben, dass auch die Bildung des umfangreichen Blutgerinnsels an der Oberfläche mit dieser Extravasatbildung zum Teil zusammenhängt, wenn ich auch den Abschluss der Eikapsel durch eine geronnene fibrinöse Masse für eine gesicherte Thatsache halte.

Zunächst möchte ich an dieser Stelle nochmals hervorheben, dass in dem von mir untersuchten Ei, welches bereits erheblich älter als die von Merttens, von Siegenbeek van Heukelom und von Peters beschriebenen ist, der intervillöse Raum so gut wie kein Blut enthält, obwohl die umliegenden Gefässe grösstenteils prall gefüllt und nicht selten auch von extravasiertem Blut umgeben sind. Hier und da finden sich, besonders in der Nähe der Peripherie, vereinzelte rote

Blutkörperchen oder auch kleine Häufchen von solchen. Man wird mir einwerfen, dass der Erhaltungszustand des Eies nicht hinreichend gut war, um nachträgliche Veränderungen des ursprünglichen Verhaltens sicher ausschliessen zu lassen: ich kann diesen Einwurf leider nicht ganz zurückweisen. Ein Einriss der Kapsel war jedoch nicht erkennbar. Ohne einen solchen konnte aber das Blut, wenn es den intervillösen Raum wirklich ausgefüllt hätte, unmöglich ganz abfliessen. Sollte aber auch eine kleine Durchtrennung der Kapsel bei der Untersuchung übersehen worden sein, so wäre es immerhin schwer verständlich, wie der gesamte Inhalt aus dem unregelmässig buchtigen Raum bis auf kleine spärliche Reste hätte verschwinden können.

Es ist mir auch, wie erwähnt, nirgends gelungen, offene Kommunikationen der Kapselgefässe mit dem intervillösen Raum nachzuweisen, obwohl solche Gefässe oft unmittelbar an der Innenseite der kompakten Schicht liegen.

Wir sehen, dass das Ei an seiner Peripherie von einer sehr mächtigen ektodermalen Wucherung umgeben ist, die in Verbindung mit der Fruchtkapsel steht, soweit sie nicht nachträglich gelockert erscheint. Im wesentlichen entspricht diese ektodermale Wucherung der auch von Siegenbeek van Heukelom, und in ähnlicher Weise, wenn auch in geringerer Mächtigkeit bereits früher von Reinstein-Mogilowa, Kastschenko und anderen beobachteten Schicht, die von Siegenbeck ebenso wie von Peters als Trophoblast nach Hubrecht bezeichnet wurde. Auch Leopold hat augenscheinlich dieselbe Schicht vor sich gehabt, wie aus seiner Fig. 7, Taf. II, Text, hervorgeht, hat dieselbe aber irrtümlicher weise als Deciduazellen beschrieben, die von den eindringenden Zöttchen „wolkenballenartig aufgewirbelt“ sein sollte, was natürlich ein Ding der Unmöglichkeit ist.

Um irrige Deutungen auszuschliessen, muss festgestellt werden, dass diese Schicht, wie sie uns hier vorliegt, der Haupt-

sache nach jedenfalls einer späteren Wucherung des Chorion-Ektoderms ihre Entstehung verdankt, die sich an die Zottenenden anschliesst, während der Trophoblast Hubrechts eine gleichmässige ektodermale Wucherung um das Ei darstellt. Indem die einzelnen, an die Zotten sich anschliessenden Zellmassen („Zellsäulen") peripherisch mit einander in Verbindung treten, bilden sie eine zusammenhängende Schicht, die den eigentlichen intervillösen Raum von der Fruchtkapsel abgrenzt. Leider lässt hier der Erhaltungszustand des Objektes im Stich, indem an vielen Stellen Lücken in dieser Schicht entstanden sind. Denkt man sich diese Lücken geschlossen, wie sie es bei normaler Ausdehnung der Eiblase sein würden, so würde der intervillöse Raum dadurch allseitig von der kompakten Schicht der Kapsel abgegrenzt sein, und zwar am dichtesten im Bereiche der Decidua basalis. Wenn man sich nun auch vorstellen kann, dass das Blut aus den eröffneten Gefässen der letzteren sich zwischen diesen Zellenmassen einen Weg bahnte — man findet rote Blutkörperchen hier und da reichlich zwischen den Zellen — so ist doch schwerlich eine eigentliche Cirkulation bei dieser Anordnung denkbar.

Siegenbeek van Heukelom stellt ebenso wie Peters die Auskleidung der Bluträume in der Trophoblastschicht mit mütterlichem Endothel in Abrede. Die lakunäre Blutbahn vergrössert sich an der Peripherie, indem hier die Wucherung des Trophoblasten fortschreitet: die Zellsäulen („Ektoblastbalken") sind die noch nicht von Mesoblast durchwachsenen Teile des letzteren; die Zotten strecken sich („werden ausgesponnen") „zwischen den sich vergrössernden centralen und peripherischen Trophoblastschichten" (l. c. S. 33). Durch diesen Vorgang entsteht der eigentliche Zwischenzottenraum. Im allgemeinen möchte ich diese Schilderung auch für das vorliegende Stadium noch für zutreffend halten, glaube aber doch den Zotten und Zellsäulen eine mehr aktive Rolle zuschreiben zu müssen; durch

die Vereinigung der stark gewucherten Zellsäulen wird der eigentliche Zwischenzottenraum von der Decidua abgegrenzt. Finden wir nun in dem ersteren kein Blut, so müsste etwa vorhanden gewesenes inzwischen resorbiert, und der Eintritt von neuem Blut durch Verlegung der Bluträume verhindert sein. Ich gestehe offen, dass ich einen Beweis für diesen Vorgang an den Präparaten des vorliegenden Eies nicht mit Bestimmtheit erbringen kann, und mich auf die Annahme beschränken muss, dass der fast negative Blutbefund in den Zwischenzottenräumen bei dem Mangel nachweisbarer offener Gefässverbindungen mit Wahrscheinlichkeit dafür spricht, dass in dem vorliegenden Stadium der Entwickelung der intervillöse Raum thatsächlich kein reines Blut enthält, sondern lymphatische Flüssigkeit, der wohl stets Blutkörperchen beigemischt sein können. Ich möchte glauben, dass der Eintritt des Blutes in den intervillösen Raum nicht plötzlich, sondern allmählich stattfindet, da eine plötzliche Eröffnung grösserer Gefässe eine gewaltsame Zerreissung der Gewebe herbeiführen würde. Das Ei ist in diesem Stadium sehr locker mit der Kapsel verbunden; erst später, wenn die Zotten in immer grösserer Zahl sich verlängern und an der Innenfläche der Fruchtkapsel festhaften, die ektodermalen Zellmassen an Umfang zurücktreten und nur noch eine flache Schicht an der Innenfläche bilden, ist der Raum und zugleich die nötige Festigkeit für das Eintreten des Blutes aus den eröffneten Gefässen vorhanden.[1])

[1]) An einer noch gut erhaltenen Placenta im Uterus, die nach der Entwickelung des Embryo ein Alter von genau 4 Wochen hatte, konnte ich neuerdings bei vorsichtiger Eröffnung von aussen, nach oberflächlicher Härtung, wie auch an den nachträglich angefertigten Schnittpräparaten, eine vollständige Füllung des intervillösen Raumes mit reinem Blut konstatieren. In der Decidua basalis sind zahlreiche blutgefüllte geschlängelte Gefässe sichtbar, die mit dem intervillösen Raum in Verbindung stehen, indem die eigene Wand in der Nähe der Innenfläche zu schwinden scheint, so dass das Blut von dem zellenreichen Gewebe der Decidua begrenzt wird. Eine eigentliche „Trophoblastschale“ ist hier nicht mehr vorhanden.

Bei so erheblichen Abweichungen des histologischen Befundes, wie sie uns hier gegenüber anderen Beschreibungen von jungen menschlichen Eiern entgegen treten — ich hebe besonders das Verhalten der Gefässe, die massenhafte Anhäufung von ektodermalen Zellen an der Innenfläche der Fruchtkapsel und die sehr reichliche Einwanderung in die Decidua, endlich die Abwesenheit von Blut im intervillösen Raume hervor — muss die Frage erwogen werden, ob diese Eigentümlichkeiten nicht doch vielleicht als pathologisch aufgefasst werden müssen.

In den äusseren Umständen des Falles sind zwar keine Anhaltspunkte für eine solche Annahme vorhanden, aber die Möglichkeit, dass dem gewaltsamen Tode vielleicht die Anwendung von Abortivmitteln vorausgegangen ist, lässt sich nicht ausschliessen. Die umfangreichen Gerinnungen in den Gefässen in der nächsten Umgebung der Fruchthöhle, die Extravasate in der Nähe der Gefässe, die mit der Zerstörung der Wand durch die eindringenden Ektodermzellen zusammen zu hängen scheinen, bilden immerhin einen auffälligen Zustand, der die normale Ernährung des Eies fraglich erscheinen lässt. Es wäre nicht unmöglich, dass nach dem Zugrundegehen der Embryonalanlage eine derartige überhand nehmende Wucherung der ektodermalen Zellen eingetreten wäre, dass dadurch erst eine Verlegung der Gefässe, die Bildung von Gerinnungen und der Abschluss derselben von dem intervillösen Raum herbeigeführt wurde. Hofmeier hält starke Wucherungen der Zellschicht, wie sie z. B. von Reinstein-Mogilowa an einem kleinen abortiven Ei abgebildet wurden, für höchst wahrscheinlich pathologisch (ähnliche Bedenken gegenüber dem Ei von Merttens halte ich jedenfalls nicht für berechtigt).

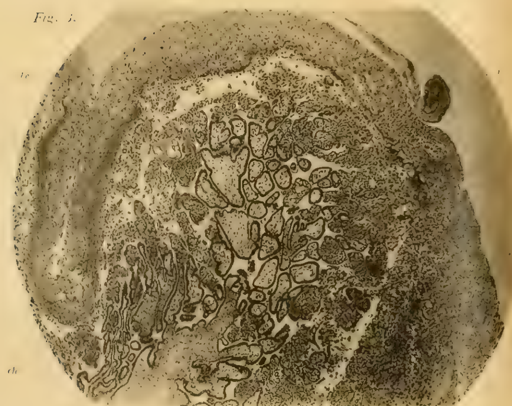
Eine Erscheinung an dem hier vorliegenden Ei kann den Verdacht einer pathologischen Störung vielleicht bestärken, das Fehlen blutgefüllter embryonaler Gefässe im Chorion, während



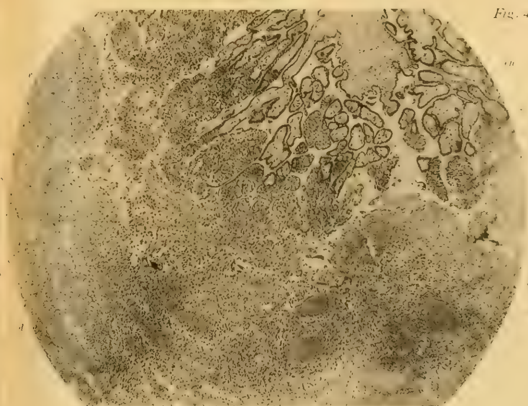
Ovulum humanum in Utero (ca. 12 mal vergrössert)



(ca. 12 mal vergrössert.)



Ovulum humanum in Utero. Theil der Decidua capsularis.



Ovulum humanum. Theil des Eies mit Decidua basalis.

Willmann. phot. Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden. Lichtdruck von C. G. Roder, Leipzig.

solche in dem anscheinend noch kleineren Ovulum I von Hofmeier mit sehr gut erhaltenem Embryo bereits reichlich vorhanden gewesen sein sollen.

Da unsere Kenntnisse von der ersten Entwickelung des menschlichen Eies sich noch immer auf sehr vereinzelte und nicht immer ganz einwandfreie Beobachtungen gründen, so fehlt uns eine bestimmte Norm, nach welcher wir die einzelnen Befunde sicher beurteilen können. Auch können ja innerhalb der normalen Entwickelung noch gewisse Abweichungen vorkommen.

Naturgemäss ist aber immer die Neigung vorhanden, einen vereinzelten Befund unter anscheinend normalen Verhältnissen auch für normal zu halten und dementsprechend zu verallgemeinern, wogegen ich mich verwahren möchte.

Die allem Anschein nach mehr als gewöhnliche Wucherung der ektodermalen Zellen, ihre sehr reichliche Einwanderung in die Decidua basalis, wodurch die Deciduazellen grösstenteils verdeckt werden, würde die gelegentliche Entwickelung eines malignen Chorion-Epithelioms nach einem Abort im Anfangsstadium der Schwangerschaft leicht verständlich machen. Auch die Möglichkeit, dass sich in einem solchen Fall eine Blasenmole entwickeln könnte, ist nicht ausgeschlossen, wenn auch nicht zu beweisen, denn vorläufig ist von der Bildung von Blasenzotten keine Spur bemerkbar. Ich habe aber bereits früher die Veränderung der epithelialen Teile für das Wichtigste bei der Bildung der Blasenmole erklärt (l. c. S. 50).

Wenn somit in Bezug auf allgemeine Schlussfolgerungen aus dem uns vorliegenden Befunde Vorsicht geboten ist, so glaube ich doch, dass dieser als ein Beitrag zur Kenntnis der frühen Entwickelungsstadien des menschlichen Eies dienen kann.

Über das sogenannte Magma.

Gustav Retzius[1]) lenkte im Jahre 1890 die Aufmerksamkeit von neuem auf eine den Raum zwischen Chorion und Amnion in jungen menschlichen Eiern der ersten fünf bis sechs Wochen ausfüllenden schleimigen Substanz, welche bei genauerer Untersuchung eine deutlich faserige Beschaffenheit erkennen lässt. Er nennt sie ein embryonales mucöses Bindegewebe, welches in der Entwickelung zum fibrillären Bindegewebe schon ziemlich weit vorgeschritten ist. Retzius bringt diese Substanz, welche er u. a. auch in einem durchaus normalen Ei fand, in Zusammenhang mit der in späteren Stadien der Entwickelung zwischen Amnion und Chorion vorhandenen Gallertschicht, der sog. Membrana intermedia oder dem Magma réticulé von Velpeau. In Bezug auf die älteren Angaben über diese Schicht kann ich auf Retzius verweisen; bei der Beschreibung junger Eier erwähnen einzelne Forscher, u. a. Allan Thomson, ein zähes fädiges Gewebe im Ei, welches sie jedoch für ein Gerinnsel hielten.

Im Jahre 1894 beschrieb C. Giacomini[2]) dasselbe fibrilläre Gewebe als konstant in jungen menschlichen Eiern vorhanden; er gelangte zu dem Ergebnis, dass die Eihöhle, das Exocölom, beim menschlichen Ei nicht ein mit Flüssigkeit ausgefüllter Hohlraum, sondern von Bindegewebsfibrillen durchzogen sei, die sich vom Chorion aus am Amnion und dem Dottersack ansetzen.

Merkwürdigerweise haben die neueren Lehrbücher der Entwickelungsgeschichte (Minot[3]), O. Schultze) von diesem Ver-

1) Gustav Retzius, Über das Magma réticulé des menschlichen Eies. Biologische Untersuchungen, Neue Folge 1. 3. 1890.

2) C. Giacomini, Sur le coeloma externe et sur le magma réticulé dans l'embryon humain. Arch. ital. de Biologie, 1894. XX. S. 246.

3) Entwickelungsgeschichte, S. 351.

halten noch keine Notiz genommen, was wohl nur dadurch zu erklären ist, dass die faserige Substanz in der Eihöhle entweder für pathologisch oder einfach für ein Gerinnungsprodukt infolge der Härtung gehalten worden ist.

Unter den älteren Beschreibungen junger menschlicher Eier erwähne ich hier die von A. W. Volkmann[1]), welche auch noch dadurch von Interesse ist, dass die „unregelmässig zottige" Decidua reflexa mit einem länglichen Stiel an der Mündung der linken Tube fest sass. Das Chorion, von 1 3/4''' Par. Längsdurchmesser, war mit sehr einzeln stehenden Zotten vom Aussehen kleiner Keulen besetzt, von welchen nur wenige gabelförmig geteilt waren und sich mit der äusseren Hülle in Verbindung gesetzt hatten. Bei der Eröffnung des Chorion fand sich kein Embryo, statt dessen eine rötliche Substanz in Form eines Sackes, welche das Chorion vollkommen ausfüllte, und wie es schien, mit einer besonderen, äusserst dünnen Membran überzogen war.

Reichert erwähnt in seiner Beschreibung einer frühzeitigen menschlichen Frucht, dass das Eibläschen mit einer durch fädige Bildungen infolge von Weingeisteinwirkung stark getrübten Gallerte gefüllt war. Die Wandung bestand scheinbar aus zwei Häuten, einer Grenzlamelle der filzartigen Gerinnungsmasse und aus einer zarten epithelialen Hülle, welche auch die angeblich hohlen Zöttchen bildete; Fasern des Inhaltes zogen in den Hohlraum derselben hinein. Das Vorhandensein von Zellen stellt er ausdrücklich in Abrede.[2])

1) A. W. Volkmann, Einige Notizen über ein menschliches Ei aus der frühesten Periode. Müllers Arch. 1839. S. 248.

2) Abhandlungen der Berliner Akademie d. Wissensch. 1873. S. 1. An der allerdings nicht sehr guten Abbildung (Taf. IV, Fig. 9) sind in der angeblichen Gerinnungsmasse deutliche Zellkörper mit Kernen und Ausläufern erkennbar.

Unter den Neueren erwähnt Kollmann[1]) die Fasern zwischen Chorion und Amnion ebenfalls, hält sie aber für eine pathologische Erscheinung.

Graf v. Spee[2]) entfernte, um den Embryo deutlich zu erkennen, ein die Eihöhle durchziehendes und mit dem Dottersack verbundenes „fädiges Gerinnsel". Keibel[3]) erwähnt eigentümlich lappige Fetzen am Dottersack, welche ursprünglich mit dem Chorion in Verbindung standen, und aus mesodermalem Gewebe bestanden.

Phisalix[4]) fand in seinem bereits etwas älteren Ei (von 16 und 13 mm), welches einen 4,5 mm langen Embryo enthielt, ein Maschenwerk von „fibrinösen Fäden", welches den Embryo einhüllte; an der Aussenseite des Amnion, zwischen ihm und dem Chorion, blieben resistente Fäden haften, einige leicht zu entfernende auch zwischen Amnion und Nabelblase. Nach Phisalix deuten diese auf „tiefe Sekretionsstörungen, vielleicht auf entzündliche Erscheinungen". Die gleichzeitig gefundenen Anomalien des Embryo scheinen weniger pathologischer als kadaveröser Natur zu sein (Ablösung der Epithelschichten, Verschluss des Medullarrohres durch Faltung etc.), so dass ich den Embryo für einen ziemlich normalen halten möchte. An entzündliche Veränderungen ist in diesem Entwickelungsstadium selbstverständlich nicht zu denken.

Nach dem, was ich an den oben beschriebenen Eiern beobachtet habe, kann ich die Angaben von Retzius und Giacomini nur bestätigen, ohne ihnen, namentlich denen des

1) J. Kollmann, Die Körperform menschlicher normaler und pathologischer Embryonen. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1889, Suppl.

2) Graf Spee, Beobachtungen an einer menschlichen Keimscheibe. Daselbst 1889. S. 160.

3) Fr. Keibel, Ein sehr junges menschliches Ei. Daselbst 1890. S. 250.

4) C. Phisalix, Contribution à la Pathologie de l'embryon humain. Journal de l'anat. et de la Physiol. XXX. 1890. S. 217.

letztgenannten Autors etwas wesentlich Neues hinzufügen zu können.

Je jünger das Ei, desto weniger scharf ist die Abgrenzung des Chorion an der Innenfläche; in meinem ersten Fall nimmt die Dichtigkeit seines Gewebes von aussen nach innen allmählich ab, indem es sich in ein lockeres Maschenwerk von immer zarteren Bälkchen auflöst, die mit spindelförmigen Zellen und wenig deutlichen Fasern versehen sind.

Im zweiten Fall ist bei schwächerer Vergrösserung eine ganz scharfe Abgrenzung des Chorion sichtbar, welche durch die rote Färbung durch das Fuchsin (bei Gieson-Präparaten) noch deutlicher hervortritt. Bei stärkerer Vergrösserung zeigt sich, dass ein Teil des scheinbar nur geronnenen Inhaltes aus Fasern besteht, die mit denen des Chorion zum Teil noch direkt zusammenhängen. Aber diese faserigen Massen sind grösstenteils als abgestorben zu betrachten und sind augenscheinlich in Auflösung begriffen, ebenso wie die darin unregelmässig verteilten Zellen, welche verschiedene Stadien des Zerfalles erkennen lassen.

Diese Veränderung macht genau denselben Eindruck, wie die der angeschwollenen Zotten bei der Blasenmole, wo man ebenfalls alle Stadien der fortschreitenden Auflockerung bis zum vollständigen Zerfall mit Bildung einer festen, scharf begrenzten peripherischen Schicht, also einer vollständigen Blasenwand, verfolgen kann. Allem Anschein nach beruht auch thatsächlich die Veränderung in beiden Fällen auf demselben Vorgang; in beiden Fällen handelt es sich um das gleiche zarte mesodermale Gewebe, welches in seiner Ernährung auf die Zufuhr von Nährmaterial von der Peripherie, durch Vermittelung des Oberflächen-Epithels angewiesen ist. Eine Verteilung dieses Materials innerhalb des Chorion durch embryonale Gefässe ist in den ersten Stadien überhaupt ausgeschlossen, und auch später beschränkt sich die Vaskularisation wesentlich auf den mit Zotten besetzten

peripherischen Teil des Chorion; je grösser das Ei wird, desto ungünstiger ist die Ernährung der centralen Teile. Dabei können nun wohl auch pathologische Veränderungen mitwirken, und man könnte einwenden, dass alle diese Eier, in welchen das Magma beobachtet wurde, nicht normal waren; das scheint aber nicht richtig zu sein; ein sehr frühzeitiges Absterben des Embryo würde wohl nur zur Folge haben können, dass ein reichlicherer Zerfall des mesodermalen Gewebes einträte. Ausserdem können Verhältnisse vorkommen, durch welche festere Verwachsungen zwischen dem noch wenig ausgedehnten Amnion und dem benachbarten Chorion, wohl auch zwischen Dottersack und Chorion erzeugt werden. Auf die grosse Bedeutung solcher Verwachsungen für die Entstehung gewisser Missbildungen habe ich an anderer Stelle hingewiesen.[1] Blutungen zwischen Chorion und Decidua reflexa können dabei eine Rolle spielen.

[1]) Artikel Missbildungen in Eulenburgs Real-Encyklopädie. 3. Aufl.

Erklärung der Abbildungen.

Taf. XXX, Fig. 1. A, B, C. Drei verschiedene Formen des Zottenepithels vom Ei Nr. 1. Der Bürstensaum bei A und B deutlich ausgebildet, bei C fehlend. (Zeiss, Apochr. Obj. 3 mm, Ok. 4 Zeichen-Appar.)

Fig. 2. Teil eines Zellknotens desselben Eies bei schwacher Vergrösserung; Wucherung der Zellschicht am Übergang zum Zellknoten; das Stroma hat sich zurückgezogen.

Fig. 3, 4, 5. Drei verschiedene Randstücke des Zellknotens, welche die Zerklüftung des Syncytium in einzelne Zellen durch Bildung heller Vakuolen in der Umgebung des Kernes und Abgrenzung einzelner Zellkörper zeigen.

Taf. XXXI, Fig. 1. Rest einer Drüse der Decidua basalis, welche von ein dringenden ektodermalen Zellen zerstört wird; e z Ektodermzellen; d e Drüsenepithelien; d z kleine Deciduazellen,

Fig. 2. Ein kleiner Teil der Decidua capsularis; g ein dünnwandiges weites Gefäss; d z Deciduazellen, ziemlich spärlich, mit hellem bläschenförmigen Kern; e z ektodermale Zellen.

Taf. XXXII, Fig. 1. Decidua vera von der Hinterwand des Uterus; Rand einer Drüsenmündung. e Oberflächen-Epithel; d z Deciduazellen; l Leukocyten; g gefüllte Gefässe. (Zeiss $\frac{1}{12}$ Ok. 1. Zeichenapp.)

Fig. 2. Ein Teil der Decidua capsularis mit anhaftenden Zellsäulen (z s); z Zotten mit ihrem zweischichtigen Epithel; s Syncytium der Zotten; s' ein grosser Syncytium-Klumpen an der Oberfläche der Decidua; e z Ektodermzellen (nicht naturgetreu wiedergegeben); d c Decidua capsul.

Taf. XXXIII/XXXIV, Fig. 1. Das Ei Nr. 3 in der Fruchtkapsel in Querschnitt, bei schwacher Vergrösserung (ca. 12 mal). Hartnack Obj. 31 mm Leitz-App. (Obj. 43. S. 2). Der Schnitt stammt aus dem unteren Teil der Fruchtkapsel. d v Decidua vera; d b Decidua basilaris; d c Decidua capsularis; o Ovulum; e Wucherung der ektodermalen Zellen; m Muskulatur.

Fig. 2. Ein Schnitt höher oben, etwa durch die Mitte der Fruchtkapsel. Die Decidua basalis ist erheblich stärker verschmälert und zeigt stark erweiterte Drüsen. Dieselben Bezeichnungen. (Obj. 91. S. 2.)

Fig. 3. Ein Teil des Eies mit Zöttchen und Zellsäulen, sowie dem angrenzenden Teil der Decidua capsularis, stärker vergrössert. d c Decidua capsularis; z Chorionzotten: e ektodermale Zellwucherung (Zellsäulen, die sich an der Peripherie untereinander vereinigen und mit der Decidua in dichtem Zusammenhang stehen); f Fibrinschicht; s Syncytium, teils in zusammenhängenden Streifen, teils in Klumpen, die der Decidua anliegen. Bei x hat sich eine Lockerung der ektodermalen Zellwucherung von der Decidua gebildet. (Obj. 120, S. 1). Hartnack Obj. 18 mm. Comp. Ok. 2, Zeiss-App. Vergr. ca. 60mal.

Fig. 4. Ein Teil des Ovulum mit Zotten und Zellsäulen, sowie diffuser Verbreitung der ektodermalen Zellen an der Oberfläche der Decidua basalis, massenhaftem Eindringen der Zellen in die letztere. g Gefässe; d r Drüsen.

HISTOLOGISCHE

UND

HISTOGENETISCHE UNTERSUCHUNGEN

ÜBER DAS

KNORPEL-, VORKNORPEL- UND CHORDAGEWEBE.

VON

F. K. STUDNIČKA,
BRÜNN.

Mit 12 Figuren im Texte und 43 Figuren auf den Tafeln XXXV/XLIV.

Inhaltsverzeichnis.

Die vorliegende Abhandlung, die aus einer Reihe von lose miteinander zusammenhängenden Kapiteln besteht, entstand als Ergebnis unserer während der letzten Jahre ausgeführten, und an die Sicherstellung der eigentlichen Bedeutung der sogenannten Grundsubstanz einiger Gewebe hinzielenden Untersuchungen. Dieselbe sollte ursprünglich nur über die Grundsubstanzfrage handeln, doch da es sich im Laufe der Zeit notwendig zeigte auch auf einige von der erwähnten ziemlich abseits liegende Fragen einzugehen, und da die Arbeit auch andere Erweiterungen erhalten hat, musste dieselbe endlich den jetzigen sehr allgemeinen Titel bekommen. Trotz allem dem spielt das erwähnte Thema sowie das mit ihm eng verknüpfte über die eigentliche Bedeutung der faserförmigen Gebilde, die in den verschiedenen Grundsubstanzgeweben vorkommen, in den einzelnen Kapiteln dieser Arbeit die Hauptrolle. Die Arbeit stellt in einem gewissen Sinne eine Fortsetzung und Vervollständigung unserer während der letzten acht Jahre veröffentlichten Abhandlungen, die über das Knorpelgewebe, Chordagewebe und über verschiedene Epithelien handeln; während in diesen nur einzelne Data geliefert wurden, soll hier unter anderem auch ein Versuch einer zusammenfassenden Darstellung gemacht werden.

Die Frage nach der Genese der Grundsubstanzen und der verschiedenen faserförmigen Produkte der Grundsubstanzgewebe (Waldeyer), gehört zu jenen, mit deren Lösung sich die Histo-

logie des tierischen Körpers vielleicht am längsten beschäftigt und die trotzdem noch ziemlich weit von ihrer definitiven Lösung sich befindet.

Der Begründer der modernen Histologie, Theodor Schwann, hielt einen grossen Teil dessen, was wir heute unter dem Namen Grund- oder Intercellularsubstanz verstehen für eine primordiale Substanz, die sich zwischen den Zellen lebenslang erhält, und aus der unter Umständen fortwährend neue Zellen sich bilden, oder wie er sich das etwa vorgestellt hat, auskrystallisieren können. Nur einige Grundsubstanzen, so diejenigen des Knorpels, hätten nach ihm den Wert von untereinander verschmolzenen Zellmembranen, wobei ihnen, wenn man bedenkt, dass damals die Zellmembran als das Wesentlichste an einer Zelle angesehen wurde, ebenfalls eine allzu hohe Wichtigkeit zugeschrieben wurde. Die jetzige Histologie lehrt uns, dass gerade das Gegenteil davon, was Schwann angenommen hat, wahr ist. Mit vollem Rechte sehen wir in dem Protoplasma der Zellen das Wesentliche und das Primäre und in den Grundsubstanzen (sowie den Zellmembranen) nur sekundäre Produkte oder Modifikationen des Protoplasmas.

Während also heute die Sache in dem zuletzt angedeuteten Sinne definitiv entschieden ist, so ist noch immer eine Reihe von, die Einzelheiten betreffenden, Rätseln übrig geblieben, mit deren Lösung man sich vielleicht noch lange beschäftigen wird. Es handelt sich da um das Verhältnis der verschiedenen Grundsubstanzarten zu einander, dieser zu den verschiedenen Zellmembranen, aller dieser Gebilde zum eigentlichen Protoplasma der Zellen, und endlich um die Bedeutung der fibrillären Differenziationen des Protoplasmas sowie derjenigen der Grundsubstanzen.

Was die Beziehungen der Grundsubstanz zum Protoplasma betrifft, so wurden da hauptsächlich zwei verschiedene Ansichten gegeneinander gestellt und beide finden heute noch ihre Vertreter. Nach der einen der beiden möglichen Deutungen der Verhältnisse

würde die Grundsubstanz durch Ausscheidung aus den plasmatischen Körpern der einzelnen Zellen nach aussen entstehen; sie wäre demnach der Zellsubstanz ziemlich fremd. Nach der anderen würde sie sich durch allmähliche Umbildung des Protoplasmas an der Peripherie der einzelnen Zellen bilden und es würde ihr also die Bedeutung eines Exoplasmas zukommen. Dieser zweiten Ansicht nach der es sich in der sogenannten Grundsubstanz um eine lebende Substanz, die nur eine gewisse Modifikation erfahren hat, handeln würde, schliessen wir uns hier an, und suchen ihre Richtigkeit zu beweisen. Gerade in der letzten Zeit wurde diese Auffassungsweise, die eigentlich schon zu verschiedenen Zeiten in der Histologie ihre Vertreter fand[1]), von einem Forscher von neuem verteidigt (Hansen). Unsere Auffassung unterscheidet sich von den bisherigen Lehren teilweise dadurch, dass wir doch neben der Umbildung des Protoplasmas zur Grundsubstanz auch eine wirkliche Ausscheidung einer Grundsubstanz annehmen, die jedoch nur eine ganz untergeordnete Rolle spielt (vergl. Kap. VI dieser Arbeit). Eine analoge Frage wie wir sie gerade betreffend der Grundsubstanz angeführt haben, besteht auch in Bezug auf die faserförmigen Differenziationen, denen man in verschiedenen Stützsubstanzen begegnet, die kollagenen und elastischen Fasern. Auch diese wird neuestens in dem zweiten Sinne gelöst und auch wir werden einige Belege zu der Auffassung dieser Fasern als direkter Protoplasmaprodukte anführen.

In der Arbeit selbst soll der Reihe nach besprochen werden: die Genese des Knorpelgewebes, die Histologie und Genese einer von uns mit dem Namen „Vorknorpelgewebe" bezeichneten Gewebsart, das Verhalten der kollagenen und elastischen Fasern in diesem Gewebe, das Chordagewebe und seine Genese, und endlich sollen einige Betrachtungen dem Knorpelgewebe und der Grund-

[1]) So zum Beispiel Beale und Heitzmann.

substanz desselben gewidmet werden. Wie man aus dieser Übersicht sieht, kommt da neben eigentlichen Stützsubstanzen oder Grundsubstanzgeweben, dem Vorknorpel und Knorpelgewebe, auch ein Gewebe epithelialen Ursprungs, das Chordagewebe, also ein Gewebe mit Intercellularlücken in Betracht. Die Wahl aller dieser Gewebe war, wie man das sehen wird, nicht zufällig, gerade der Vergleich der einzelnen von ihnen und hauptsächlich des Chordagewebes mit Knorpelgewebe erlaubt uns wichtige Schlüsse über die eigentliche Bedeutung der Grundsubstanzen sowie der faserförmigen Differenziationen zu ziehen.

I. Die Histogenese des Knorpels.

Mit der Histogenese des Knorpels haben sich zu verschiedenen Zeiten viele Autoren beschäftigt, und haben in ihren Arbeiten dieselbe auch sehr eingehend beschrieben; trotzdem bedarf dieser Prozess noch in mancher Beziehung und besonders gerade was das erste Auftreten der Grundsubstanz während desselben betrifft, einer näheren Aufklärung. Ausserdem beziehen sich die bisherigen Untersuchungen nur auf eine geringe, nur wenigen Typen zugehörende Anzahl von Tierformen. Es wurden bisher mit Rücksicht auf dasselbe eigentlich nur die Amphibien und neuerdings die Cyklostomen, teilweise auch die Säugetiere genau untersucht, und es kann deshalb eine Erweiterung der diesbezüglichen Untersuchungen auch auf andere bisher nicht berücksichtigte Tiergruppen nur wünschenswert sein.

Wenn wir von den älteren, heute nicht mehr zureichenden Schilderungen absehen, so wurde die erste zutreffende Beschreibung der Chondrogenese von Strasser im Jahre 1879 geliefert. Seine Arbeit ist, wenn sie also auch schon vor mehr als zwanzig Jahren publiziert wurde, doch viel gründlicher, als das meiste, was seit jener Zeit in dieser Richtung geliefert wurde. Sie beschäftigt sich mit der Chondrogenese des knor-

peligen embryonalen Extremitätenskelettes der Amphibien (Triton), während die fast gleichzeitig erschienenen Arbeiten eines anderen Forschers, diejenigen von Hasse (1879, 1879b) nämlich uns über die Genese des Knorpels der Elasmobranchier einige Nachrichten geben. Wie wir das weiter unten zeigen werden, lassen sich die von Hasse stammenden Angaben mit denen, die Strasser über den Amphibienknorpel gegeben hat, auf keine Weise direkt vergleichen. Gerade die ersten, für uns so wichtigen, Stadien der Chondrogenese wurden von Hasse nicht berücksichtigt, und er fängt seine Beschreibung erst mit späteren Entwickelungsstadien an, in denen wir eigentlich schon einen jungen Knorpel vor uns haben. Aus der neueren Zeit können wir da kurz eine Arbeit von Retterer erwähnen (1900), die sich wieder mit der Histogenese des Amphibienknorpels beschäftigt, ohne dabei wesentlich andere Resultate zu liefern als seinerzeit schon diejenige von Strasser. Weiter die Arbeiten von Hansen und eine kurze Mitteilung von Spuler. Hansen (1899) untersuchte die Bildung der Knorpelzellen im Discus intervertebralis junger Kalbsfötus und kommt dabei zu wichtigen Schlüssen über den Charakter der Knorpelgrundsubstanz, auf die wir später im Texte näher eingehen werden. Spuler (1899) macht hauptsächlich einige Angaben über die Genese des Amphibien-Knorpels. Gerade in der allerneuesten Zeit ist wieder eine gründliche Studie, die neben der von Hansen unsere Ansichten von den uns hier interessierenden Prozessen am meisten erweitert hat, erschienen. Wir meinen da die vor einem Jahre publizierte Abhandlung von Schaffer (1901c), die über den Schwanzflossenknorpel von Petromyzon handelt.

Ausser den Arbeiten, die sich mit der Entstehungsweise des Knorpels im embryonalen Wirbeltierkörper oder, wie wir sagen können mit der primären[1]) Chondrogenese beschäftigen und

[1]) Nach Koelliker (Handb. d. Gewebelehre 1889, p. 110) der „direkten“ Knorpelbildung.

von denen wir da nur diejenigen genannt haben, die uns besonders wichtig zu sein schienen, sind auch solche erschienen, die sich zur Aufgabe gestellt haben, nähere Angaben über die Bildung des Knorpels aus bereits differenzierten Geweben der Bindegewebsgruppe zu geben. Es gehören hierher die von Schaffer (1896, 1897) veröffentlichten Arbeiten über die Histogenese des Knorpels während der Metamorphose von Petromyzon, zu denen sich einige unserer eigenen Arbeiten zugesellen, in denen teilweise auch über die Chondrogenese bei Myxine berichtet wird (1897, 1898). Auf diese werden wir erst im Verlaufe der folgenden Schilderungen gelegentlich eingehen. Arbeiten, die sich mit der Knorpelbildung unter pathologischen Verhältnissen beschäftigen, wollen wir in der vorliegenden Abhandlung überhaupt nicht berücksichtigen.

Von allen den Autoren, die wir oben auf der ersten Stelle genannt haben, wird der Ursprung des Knorpelgewebes im embryonalen Bindegewebe oder im Mesenchym gesucht. Es wird dabei angenommen, dass sich die Zellen eines solchen Gewebes oder deren Nachkommen in Knorpelzellen umwandeln. Es fehlt auch, und zwar gerade aus einer nicht zu entfernten Zeit, nicht an Angaben, nach denen der Knorpel direkt vom Ektoderm, also von einem Epithel, abstammen würde[1]), doch was diese betrifft, wird es meistens, und wie es scheint nicht mit Unrecht, angenommen, dass es sich bei den betreffenden Beobachtungen nur um durch Schiefschnitte verursachte Täuschungen gehandelt hat.

[1]) Hierher gehören die bekannten Arbeiten von Goronowitsch, Julia Platt, Klaatsch und Kupffer. Es ist nicht ohne jedes Interesse, dass in einem Falle der Knorpel wirklich, wenn nicht direkt von einem Epithelium, so doch von einem epithelartigen und vom Epithel abstammenden Gewebe seinen Ursprung nimmt. Wir meinen da die Bildung des Knorpels aus dem Gewebe der Chorda dorsalis, deren Vorkommen in der neueren Zeit von einigen Autoren bestätigt werden konnte. (Vergl. unsere Abh. 1898.)

Was die Genese des Knorpels im Mesenchym betrifft, so kann man sich einen solchen Vorgang auf zwei verschiedene Weisen vorstellen. Es wäre erstens möglich, dass sich die einzelnen ursprünglich locker liegenden sternförmigen Mesenchymzellen vergrössern würden, und sich aneinander in einer bestimmten Anordnung anreihend, selbst eine Anlage des Knorpels (einen Vorknorpel wie wir das nennen werden) bilden würden. Die Vorknorpelzellen und die ersten Knorpelzellen hätten auf diese Weise direkt die Bedeutung von umgewandelten Mesenchymzellen. Durch Apposition neuer Mesenchymzellen, sowie durch Teilung der einzelnen jungen Knorpelzellen, würde sich eine einmal auf diese Weise entstandene Knorpelpartie dann weiter vergrössern können. Auf eine wesentlich verschiedene Weise könnte man sich den ganzen Verlauf des Prozesses etwa so vorstellen, dass man annehmen würde, dass an einer bestimmten Stelle im Körper, da, wo ein Knorpel entstehen soll, sich die Nachkommen einer einzigen Mesenchymzelle oder einer Gruppe von solchen schon von Anfang an bei der gleichzeitigen Teilung ihrer Kerne von einander nicht trennen würden, so dass auf diese Weise schon von Anfang an ein zusammenhängender, vom übrigen Mesenchym abweichender protoplasmatischer Komplex entstände, der sich erst später durch Bildung von Scheidewänden zwischen den einzelnen bisher nicht gegen einander abgegrenzten Zellterritorien in ein vorknorpeliges, dann knorpeliges Gewebe umwandeln würde. In diesem Falle würden die Vorknorpel- resp. die Knorpelzellen erst späte Nachkommen der ehemaligen isolierten Mesenchymzellen vorstellen. Es ist nun höchst wahrscheinlich, dass man den Ursprung eines solchen nicht weiter differenzierten Komplexes, wie wir ihn erwähnt haben, nicht in einer einzigen, sondern eher in einer grösseren Anzahl von aneinander sich anreihenden und sich erst dann vermehrenden und zugleich verschmelzenden Mesenchymzellen suchen müsste. Streng genommen liesse

sich auf diese Weise der zweite Bildungsmodus wenigstens teilweise auf den ersteren zurückführen. Von einer direkten Umbildung der Mesenchymzellen in Knorpelzellen könnte man dabei jedoch trotzdem nicht sprechen.

Die bisher in der Litteratur vorliegenden Schilderungen der Chondrogenese scheinen alle mit dem zweiten der beiden von uns als verschieden hervorgehobenen Bildungsmodi zu rechnen. Aus den Angaben der einzelnen Forscher geht hervor, dass sie sich jene primäre Knorpelanlage als eine zusammenhängende in einzelne Zellen nicht differenzierte Protoplasmamasse, ein Syncytium, wie sie das direkt bezeichnen, vorstellen. Es scheint uns, dass sie sich einen solchen Zustand eher als primär durch nicht erfolgte Teilungen der einzelnen Zellkörper, nicht dagegen, wie wir das eher meinen würden, durch Zusammenfliessen der einzelnen Zellen entstanden vorstellen.

Schon Strasser (1879) nimmt bei der Genese des Amphibienknorpels das Vorhandensein einer einheitlichen protoplasmatischen Anlage an. „Zwischen den Kernen" kommt nach ihm „nur eine verhältnismässig geringe Menge hellen Protoplasmas", das „wenig optisch differenziert erscheint", vor. „Erst später treten in diesem nicht weiter differenzierten Protoplasma zwischen den einzelnen Kernen die Zellgrenzen auf, indem hier die ersten Grundsubstanzen auftreten". (L. c. S. 245).

Retterer (1900, S. 469) spricht sich über diese Sache auf eine ähnliche Weise aus: „Le protoplasma qui reunit les noyaux constitue également une masse commune, ou il est impossible de tracer les limites des individualités cellulaires. Celles ci sont seulement en contact, mais intimement unies".

Schaffer bezeichnet endlich in seiner neuen Arbeit über die Chondrogenese in der Schwanzflosse von Petromyzon (1901) das erste Entwickelungsstadium des betreffenden Prozesses direkt als ein Syncytium. „Die erste Anlage der morphologisch als

Knorpel sich abgrenzenden Zellenmasse ist eine syncytiale". (L. c. S. 120).

Die gerade angeführten, eine syncytiale Anlage des Knorpels betreffenden Angaben der einzelnen Forscher scheinen auf den ersten Blick sehr wichtig zu sein, und sie fordern zu einer Nachuntersuchung auf. Eine solche soll unter anderem in der vorliegenden Abhandlung enthalten sein. Wir werden jedoch sehen, dass wenn sich die Sache auch im Sinne der Autoren be. stätigen sollte, dass dies trotzdem nicht von prinzipieller Wichtigkeit sein müsste.

Bei der Verfolgung des uns hier interessierenden Prozesses muss man, wie wir das näher nachweisen werden, von den allerersten bisher nicht oder nur teilweise respektierten Entwickelungsstufen ausgehen, an welchen wir uns in jedem Falle mit voneinander differenzierten Zellen begegnen. Wenn dann während der weiteren Entwickelung wirklich, wie das ja von den genannten Autoren angenommen wird, ein syncytiales Stadium vorkommt, so kann ein solches, falls es überhaupt vorkommt, nur eine untergeordnete Bedeutung eines Übergangsstadiums haben. Auch kann man sich jederzeit davon überzeugen, dass der weitere Zuwachs des Knorpels immer aus getrennten Zellen, niemals dagegen von seiten nicht differenzierten Protoplasmas, aus Syncytien geschieht.

An die Frage nach dem Aussehen des Anfangsstadiums des chondrogenetischen Prozesses schliesst sich die Frage nach dem ersten Erscheinen der Grundsubstanz an, und um diese wird es sich uns in der vorliegenden Abhandlung besonders handeln müssen.

Zu unseren Untersuchungen über die Bildungsgeschichte des Knorpels und dessen Grundsubstanz haben wir uns das Material von einem Teleostier, Lophius (piscatorius?), weiter von einigen Selachiern (Torpedo, Pristiurus, Spinax) gewählt. Wir werden

in diesem Kapitel in erster Reihe die Befunde am Lophius besprechen, und erst am Ende desselben gehen wir auf die ziemlich abweichende Chondrogenese der Selachier ein.

Das Material von Lophius, das uns zu folgenden Untersuchungen gedient hat, haben wir uns bei der Gelegenheit unseres Aufenthaltes auf der zoologischen Station zu Neapel im März des Jahres 1898 gesammelt. Es besteht aus einer vollständigen Serie von nacheinander folgenden frühen Entwickelungsstadien der genannten Form, die damals in den Aquarien der Station aus einem pelagisch ausgefischten Laiche weiter gezüchtet wurden, und die sich daselbst bis zum Verluste der Dottersäcke vorzüglich gut gehalten haben. Das Material wurde von uns teils mit Sublimat-Eisessig, teils mittelst der Kleinenbergschen, Flemmingschen und Perenyischen Flüssigkeiten fixiert. Die einzelnen Stadien wurden nach Paraffineinbettung in Serienschnitte zerlegt, und die Präparate wurden hauptsächlich mit dem vorzüglichen Heidenhainschen Eisenhämatoxylin (mit der Nachfärbung durch Bordeaux-R.), teils mit Hämalaun oder Delafieldschem Hämatoxylin (Nachfärbung mit Erythrosin) gefärbt.

Am besten haben sich zu unseren Zwecken die Anlagen des Skelettes der paarigen Extremitäten erwiesen. Von diesen haben wir hauptsächlich die Brustflossen, in denen sich der Knorpel früher bildet, zu unseren Untersuchungen gewählt. Weiter haben wir die den drei ersten Strahlen der Rückenflosse zu Grunde liegenden Knorpelstücke[1]) berücksichtigt, die sich sehr früh zu entwickeln anfangen. Endlich wurde, wenigstens teilweise, auch

[1]) Hauptsächlich berücksichtigten wir nur die Genese des vordersten dieser Strahlen, der sich zuerst bildet. Vergl. Agassiz 1882. Proc. of the amer. Acad. of arts and sciences. Vol. XVII Pl. XV—XVI. Aus den betreffenden Strahlen entwickelt sich in der späteren Lebenszeit der bekannte Fangapparat (Fischereiapparat) des Lophius. Die Knorpelstücke, die die Bedeutung von Flossenträgern haben, gelangen später mehr nach vorn und liegen im erwachsenen Tiere dorsal vom Schädel.

auf die Chondrogenese der Knorpel des Kopfskelettes Rücksicht genommen.

Der folgenden Schilderung sollen hauptsächlich die Verhältnisse, wie man sie in der Brustflosse findet, zu Grunde gelegt werden, nur gelegentlich werden wir auf die im grossen und ganzen mit jenen übereinstimmenden Zustände an den anderen der genannten Stellen eingehen. Wegen besserem Verständnis der Verhältnisse in der Brustflosse soll hier als eine Einleitung zu dem was folgen soll die Genese derselben und der paarigen Flossen überhaupt besprochen werden.

Die Genese der paarigen Flossen der Teleostier wurde gerade in der letzten Zeit von mehreren Autoren eingehend untersucht. Wir nennen hier nur die Arbeiten von Intosh und Prince (1890)[1], die von Boyer[2] (1892), von Harrison[3] (1895), von Corning[4] (1895) und hauptsächlich von Guitel[5] (1896). Die ausführlichsten Schilderungen, die auf die Ausbildung der ganzen Flosse Rücksicht nehmen, sind diejenigen von Harrison. Sie beziehen sich auf das Material von Salmo salar und berücksichtigen neben den paarigen auch die unpaaren Flossen; weiter die von Guitel, in denen die Genese der Brustflosse von Cyclopterus lumpus ausführlich besprochen wird. Besonders auf diese zwei Arbeiten machen wir da aufmerksam. Im Grossen und Ganzen stimmt das, was in ihnen betreffend der Genese der

1) M'Intosh and Prince (1890). On the development and Life-histories of the Teleostean Food- and other Fishes. Transactions of the Royal Society of Edinburgh. Vol. XXXV.

2) Boyer, E. R. (1892). The Mesoderm in Teleosts. Bulletin of the Museum of comparative Zoology at Harward College. 1892.

3) Harrison, R. G. (1895). Die Entwickelung der unpaaren und paarigen Flossen der Teleostier. Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. XLVI.

4) Corning, H. K. (1895). Über die ventralen Urwirbelknospen in der Brustflosse der Teleostier. Morpholog. Jahrbuch, Bd. XXII.

5) Guitel, Fr. (1896). Recherches sur le developpement des nageoires paires du Cyclopterus lumpus L. Archives de Zool. exp. et gen. Ser. III. Tom. 4.

Flossen angegeben wird, damit, was wir bei unseren eigenen Untersuchungen an Lophius gefunden haben überein. Die wenigen Unterschiede, die da zu verzeichnen sind, werden wir schon weiter unten erwähnen. Neben diesen Arbeiten, die speziell die Verhältnisse bei Teleostiern berücksichtigen, können wir hier noch die mit den Verhältnissen anderer Gruppen sich beschäftigenden Arbeiten von Rabl (1893 Selachier)[1]) und Mollier (1897 Acipenser)[2]) nennen.

Wie aus den oben citierten Arbeiten bekannt ist, erscheint die erste Anlage einer paarigen Flosse (der Brustflosse z. B.) zuerst in der Form einer etwas auffallenderen Verdickung der Somatopleura. Diese, die sonst überall den Wert eines niedrigen einschichtigen Epithels hat, wird an der Stelle, wo die Extremität erscheinen soll, allmählich dicker; es erscheint da nach den Angaben der Autoren ein Cylinderepithel[3]). Die Somatopleura wird an der betreffenden Stelle vom ebenfalls einschichtigen Ektoderm bedeckt, an dem man zu der Zeit ausser einer Verdickung noch keine weitere Veränderung bemerken kann. Die Somatopleura ändert sich nun an jener Stelle, die wir mit Boyer als „Pektoralplatte“ bezeichnen können, weiter. Als Folge einer auffallenderen Zellteilung entsteht daselbst ein etwa halbkugelförmiger Hügel, „Somatopleurawulst“, der immer höher wird und sich endlich in den sogenannten „Extremitätenstummel“ umwandelt. Schon am Anfange des Wachstums dieses Wulstes bemerkt man auch am Ektoderm eine Veränderung. Dieses wird auffallend dicker; dadurch wird die Höhe des Hügels noch vergrössert. Es bleibt jedoch nicht nur bei der Verdickung, es bildet sich sehr bald

[1]) Rabl, C. (1893). Theorie des Mesoderms (Fortsetzung). Morpholog. Jahrbuch, Bd. XIX. (Vergl. auch in Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXX 1901).

[2]) Mollier, (1897). Die paarigen Extremitäten der Wirbeltiere. III. Die Entwickelung der paarigen Flossen des Störs. Anatom. Hefte, I. Abt. Bd. VIII.

[3]) Bei Lophius haben wir das allererste Stadium nicht gesehen.

etwa in der Mitte der Pektoralplatte eine Ektodermalfalte, die die erste Andeutung des freien Randes der Flosse vorstellt [1]). Diese Falte zieht sich von vorne nach hintèn über den ganzen Hügel, und beide Seiten derselben legen sich dicht aneinander; kein anderes Gewebe dringt in sie hinein. Uns an dieser Stelle müssen nur die weiteren Veränderungen des Mesoderms der Flossenanlage interessieren. Wie wir sagten, teilen sich in der Somatopleura die Zellen; sie wird mehrschichtig. Dabei liegen die einzelnen Zellen immer noch dicht aneinander, und wie es sich an unserem Materiale beobachten lässt, sind scharf voneinander abgegrenzt. Später verändert sich dieses Gewebe auf die Weise, dass zwischen den Zellen intercellulare Lücken entstehen. Die Zellen kommen infolge dessen weiter voneinander zu liegen, doch trennen sie sich selbst voneinander nicht vollständig; sie bleiben mittelst ihrer Fortsätze im Zusammenhange, und es entsteht auf diese Weise ein aus im ganzen sternförmigen Zellen gebildetes, also etwa netzartiges Gewebe, das wir schon als Mesenchymgewebe bezeichnen dürfen.

Ein solcher Zustand des mesenchymatischen Materials, wie ihn Harrison (1885) an seinem Objekte beobachten konnte, kommt in unserem Falle nicht vor. Während in seinem Falle (Salmo) die Zellen untereinander so verschmolzen waren, dass man da von einem Syncytium reden könnte, behalten sie bei Lophius deutlich ihre Individualität. Ebenso ist natürlich das Mesenchym, dem wir da begegnen, von demjenigen anderer Körperpartien dadurch verschieden, dass seine Zellen schon vom Anfang an im Zusammenhange waren und nicht, wie das anderswo der Fall ist, sich von einander abtrennend, einzeln aus Mesoderm auswanderten, damit sie erst später wieder in Zusammenhang kommen. Die Auflockerung des mesodermatischen

[1]) Einige Autoren geben an, dass gerade die Bildung dieser Falte das allererste Stadium der Extremitätenbildung vorstellte Vergleiche die oben zitierten Arbeiten.

Epithels, der Splanchnopleura, wie wir sie in unserem Falle bei der Bildung des Extremitätenmesenchyms beobachten können, kann sehr gut mit jenen Auflockerungen verglichen werden, denen man im Epithelgewebe in jedenfalls nur seltenen Fällen, so in der Schmelzpulpa der Dentinzähne und in den Hornzähnen der Cyklostomen u. s. w., begegnen kann[1]).

Nachdem sich das Mesenchym aus der Somatopleura auf die angegebene Weise gebildet hat, bleibt von dieser nur eine einfache unveränderte Zellschichte übrig, die eine untere Begrenzung der Extremitätenanlage gegen die Cölomhöhle zu vorstellt, sonst jedoch mit der ersteren schon nichts mehr zu thun hat.

Es wird jetzt, nachdem wir die wichtigsten Data über die Entstehung des Extremitätenstummels vorausgesendet haben, unsere Aufgabe sein, die weiteren Veränderungen, denen wir im Inneren desselben, in seinem Mesenchymkern, begegnen, zu beschreiben.

Der Extremitätenstummel wird höher und flacht sich gleichzeitig von den Seiten ab, so dass schon nicht nur durch die Ektodermfalte, sondern auch durch seine ganze Form die Lage und Gestalt der künftigen Extremität angedeutet wird. Im Mesenchym gehen unterdessen weitere Veränderungen vor sich, und zwar differenziert sich das Mesenchym einerseits in die einzelnen Bestandteile der künftigen Extremität um, teils dringen in das Innere desselben von anderen Teilen des Körpers andere Gewebsteile hinein. Von aussen dringen in das Innere der Anlage Nerven und Blutgefässe, aus dem vorhandenen Mesenchymmateriale differenziert sich das Bindegewebe des künftigen Skelettes, der Muskulatur und der Haut und die Knorpeln. Nur was die Muskulatur betrifft ist die Sache etwas schwieriger zu entscheiden. Wie das

[1]) Vergleiche unsere Abhandlung: „Über Stachelzellen und sternförmige Zellen in Epithelien" Sitzb. d. Kg. Ges. d. Wiss. in Prag, 1902. Daselbst die weitere Litteratur.

die einzelnen Forscher, in erster Reihe Harrison und Corning, gefunden haben und wie wir es selbst bei Lophius finden können, differenzieren sich hier die Muskeln ebenso wie z. B. die Knorpel aus Mesenchym. Die Sache unterliegt keinem Zweifel; die Verwandlungen der betreffenden Zellen lassen sich von Schritt zu Schritt verfolgen, bis zu der Zeit, wo in ihnen kontraktile Fibrillen erscheinen, nur wenn man bedenkt, dass sowohl be Selachiern (Balfour, Rabl), wie auch Ganoiden (Acipenser nach Mollier) die Muskeln nicht im Inneren der Extremitätenanlage entstehen, sondern in das Innere derselben von den Mesodermsegmenten einzuwachsen pflegen, muss man bezweifeln, ob die Zellen, aus denen im Mesenchym die Muskeln entstehen, gewöhnliche Mesenchymzellen sind[1]. Es ist höchst wahrscheinlich, dass die Myotomzellen sehr früh in die Extremitätenanlage eindringen, daselbst sich mit den Mesenchymzellen mischen und ihnen vollständig assimilieren. Die Muskeln würden auf diese Weise also doch von anderswoher stammen, und es bleiben also nur das Bindegewebe und der Knorpel als direkte Produkte des Mesenchymkerns der Anlage übrig.

Da wir uns in der vorliegenden Abhandlung mit den übrigen Bestandteilen der Extremitätenanlage nicht weiter zu beschäftigen brauchen, sollen in folgenden Zeilen ausschliesslich nur Angaben über die Entstehungsweise der knorpeligen embryonalen Skelettteile aus dem ursprünglich überall gleichartigen Mesenchymgewebe enthalten sein. Das Thema, mit dem wir uns da beschäftigen werden, fand eigentlich noch keine besondere Bearbeitung. Diejenigen Forscher, die sich bisher mit Untersuchungen über die Extremitätenentwickelung der Teleostier beschäftigt haben, widmeten den feineren Verhältnissen der Chondrogenese nur eine geringe Aufmerksamkeit und begnügten sich immer nur mit dem Konstatieren des Faktums, dass die Skelettge-

[1]) Wie das Harrison (l. c.) meint.

webe aus Mesenchym, also in loco, entstehen. Nach ihren übereinstimmenden Angaben entsteht das knorpelige embryonale Skelett zuerst in der Form einer einfachen knorpeligen Lamelle, aus welcher erst in einer bedeutend späteren Zeit die einzelnen Skelettstücke sich herausdifferenzieren.

Mit der grössten Sicherheit liess es sich an unserem Objekte feststellen, dass bei der Chondrogenese kein anfängliches Entwickelungsstadium, das in voller Bedeutung des Wortes als ein „Syncytium" bezeichnet werden könnte, vorkommt. Im Gegenteil haben wir uns bei den diesbezüglichen Untersuchungen davon überzeugen können, dass die einzelnen Zellen oft mit auffallender Beharrlichkeit ihre Individualität wahren, und nur in seltenen Fällen miteinander verschmelzen (resp. sich nicht trennen).

Es war uns bei dem Verfolgen des chondrogenetischen Prozesses möglich, folgende Stadien von einander zu unterscheiden:

Wenn wir zuerst die Verhältnisse in der Extremitätenanlage (Brustflosse) berücksichtigen, so finden wir, dass eine solche, wie das ja schon oben hervorgehoben wurde, ursprünglich in ihrem Inneren nur vom Mesenchym ausgefüllt ist, das überall dieselbe Struktur zeigt, und nicht einmal dort, wo in ihm später die Skelettanlage erscheinen soll, bemerkbare Abweichungen seiner Bauweise bemerken lässt. Wie schon von uns gesagt wurde, sind die Mesenchymzellen, was ihre Gestalt betrifft, etwa sternförmig und hängen mittelst ihrer Fortsätze überall untereinander. (Taf. XXXV/VI, Fig. 1[1]) oder 2). Zwischen ihnen befinden sich überall etwa gleichweite Lücken, die während des Lebens von einer eiweisshaltigen Flüssigkeit ausgefüllt waren. Es lassen sich deutliche Spuren eines Koagulates dieser Flüssigkeit besonders an mit Bordeaux R. oder mit Erythrosin nachgefärbten Eisenhämatoxylinpräparaten seinen ihrer Färbbarkeit leicht nachweisen[2]). Eine

[1]) Die jedoch eine Partie des Mesenchyms aus der Bauchflosse vorstellt!

[2]) Grössere Massen eines solchen Koagulates kann man an jenen Stellen, wo die Epidermis von den unterliegenden Geweben etwas abgehoben ist sehen. Besonders mit Flemming scher Flüssigkeit fixierte Embryone zeigen dies deutlich.

wirkliche feste Grund- oder Intercellularsubstanz kommt zwischen den Zellen ganz bestimmt nicht vor. Eine solche müsste sich an den Präparaten auf eine ganz andere Weise präsentieren, als durch geringe, stellenweise übrigens fehlende, flockige Koagulate.

Was die Zellen selbst betrifft, so entbehren diese einer besonderen Hülle auf ihren Oberflächen. Wenn man auch ihre Oberfläche hie und da durch eine etwas schärfere Kontur bezeichnet findet, so hat diese gewiss keine andere Bedeutung, als die eines durch das Zusammenziehen des Zellkörpers bedingten Artefaktes. Jede der Zellen enthält einen Zellkern, der im Verhältnis zu dem Körper der Zelle als sehr gross bezeichnet werden muss; oft stellt der plasmatische Zellkörper nur einen dünnen Überzug des Kerns vor. Im ganzen genommen haben die Mesenchymzellen etwa so ein Aussehen, als ob es sich in ihnen nur um kernhaltige Knoten eines allgemeinen plasmatischen Netzes handeln würde. Stellenweise sieht man auch zwei oder mehrere Kerne in einer einzigen Zelle, und man könnte manchmal geneigt sein, solche Fälle für Syncytien zu halten, doch vergebens sucht man solche in der Mitte des Gewebes, gerade da, wo der Knorpel entstehen soll und es ist ihnen deshalb keine besondere Wichtigkeit zuzuschreiben. Wir konnten uns übrigens in einer Reihe von Fällen davon überzeugen, dass das, was bei einer oberflächlichen Untersuchung ein Syncytium zu sein schien, gründlicher untersucht, sich als aus einzelnen mittelst Scheidewänden getrennten Zellen bestehend erwies. Natürlich war dies nur an den am besten fixierten und besonders mit Eisenhämatoxylin gefärbten Präparaten möglich zu erkennen, doch genügt es schon vollkommen dazu, dass man die Existenz von Syncytien im Mesenchymgewebe der Extremitätenanlage überhaupt in Zweifel ziehen kann. An weniger gut fixierten oder weniger passend gefärbten Präparaten kann man in solchen Fällen viel leichter von kleinen Syncytien reden.

Ganz dasselbe Aussehen wie in der Brustflosse hat das Mesenchym auch in der Anlage der Bauchflosse, die sich auf ähnliche Weise bildet, wie die erstere. (Taf. XXXV/VI, Fig. 1.)

Das erste Stadium der Chondrogenese stellt eine Anhäufung von Mesenchymzellen, die dazu noch eine mässige Vergrösserung ihrer Körper erfahren haben, dar. Ihre Kerne haben sich nicht, oder nur ganz unbedeutend vergrössert. Die Anhäufung geschieht gerade an der Stelle, wo später der Knorpel liegen soll, also in der Mitte des Extremitätenstummels. Es handelt sich dabei nicht um eine unregelmässige Vergrösserung und Anhäufung der Zellen, sondern dieselben verlängern sich immer quer zu der Achse des künftigen Skelettteiles und legen sich dann mit ihren Seitenwänden dicht aneinander. Die Vergrösserung der Zellen und die bestimmte Anordnung, die wir hier hervorgehoben haben, spielt die wichtigste Rolle bei dem ganzen Prozesse. Annäherungen der Zellen an einander begegnen wir auch anderswo im Mesenchym.

Infolge aller der von uns genannten Veränderungen verschwinden zwischen den einander näher gekommenen Zellen die Intercellularlücken. Sie lassen sich nur stellenweise, da wo die Zellen der Knorpelanlage noch nicht ihre definitive Grösse erlangt haben, entdecken.

In seltenen Fällen kann man solche, vom Mesenchymstadium des Gewebes übrig gebliebenen Lücken, sogar noch in weiter in der Entwickelung vorgeschrittenen Vorknorpelpartien nachweisen.

Da die Zellen ursprünglich überall mittelst ihrer plasmatischen Fortsätze untereinander in Verbindung standen und, wie gesagt wurde, nackt waren, ist es leicht begreiflich, dass sie jetzt, nachdem sie sich so vergrössert haben, dass sie in unmittelbare Berührung kommen, miteinander unumgänglich zu einem Syncytium (eigentlich „Symplast") verschmelzen

müssten, wenn dies nicht durch andere Umstände verhindert wäre.

Wir bemerken an gut fixierten und passend gefärbten Präparaten, dass überall, sobald die Körper der benachbarten Zellen ganz nahe aneinander gekommen sind, zwischen ihnen feine Linien, die neu entstandenen Scheidewände, auftreten, und dass diese jetzt das Zusammenfliessen der einzelnen Zellkörper verhindern. Es lässt sich nicht direkt erkennen, ob das Erscheinen der Scheidewände gerade mit jenem Zeitpunkte, in dem die Zellen sich zu berühren anfangen, zusammenfällt, oder ob da trotzdem nicht ein vorübergehendes Stadium vorhanden ist, in dem ihre Körper untereinander schon direkt zusammenhängen. Soviel es uns zu entscheiden möglich war, geschieht die Sache eigentlich nicht auf die erste, jedoch auch nicht genau auf die andere der angeführten Weisen. Bei dem Aneinandernähern der einzelnen Zellen werden die Intercellularverbindungen zwischen ihnen immer dicker und dicker, es verschmelzen solche untereinander, und endlich kommt ein Moment, in dem die benachbarten Zellen selbst zu verschmelzen anfangen. In diesem Momente erscheinen die Scheidewände und die Individualität der einzelnen Zellen ist gerettet. Auf diese Weise bilden sich die Scheidewände im Bereiche der Fortsätze, eigentlich also im Innern des Protoplasmas, und nur da, wo die einzelnen Zellkörper sich mit ihren Flächen aneinander anlegen, und so was geschieht auch, denn die Fortsätze der Zellen nehmen doch nicht ihre ganze Oberfläche ein, erscheinen in demselben Momente, in dem die Zellen sich dicht aneinander anlegen, an den Berührungsflächen die Scheidewände.

Ebenfalls bilden sich in anderen nicht weniger zahlreichen Fällen die Scheidewände bei der Teilung der Zellen.

Die Anzahl der Zellen, um die es sich da handelt, ist, wie man voraussetzen kann, nicht konstant, im Gegenteil, dieselben vermehren sich fortwährend, wenn auch ihre Vermehrung nicht

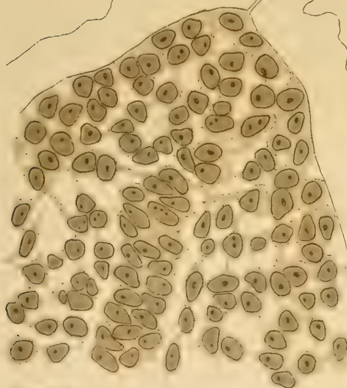
so lebhaft ist, wie man sich vorstellen könnte[1]). Die bei der Zellteilung entstehenden Scheidewände sind derselben Art wie diejenigen, die bei dem Aneinanderlegen derselben entstehen[2]) und zwar erscheint als Resultat der gerade erwähnten Prozesse, wie man sich leicht davon überzeugen kann, immer eine ununterbrochene lückenlose Scheidewand, die schon keine weitere Verbindungen der einzelnen plasmatischen Zellkörper zulässt.

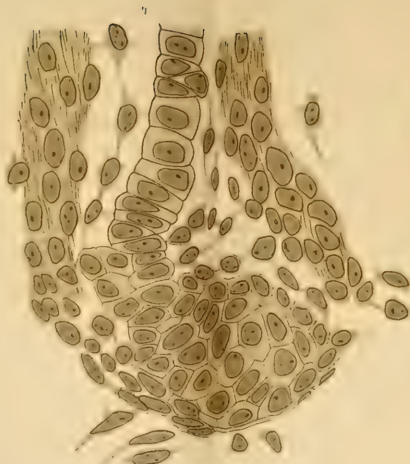
Da sich die Scheidewände, wie wir das oben erklärt haben, zum grossen Teile im Innern der Zellen, im Protoplasma, bilden[3]), können wir die Substanz, aus der sie bestehen, für umgewandeltes verdichtetes Protoplasma, das wir da mit dem Namen Exoplasma bezeichnen, halten. Weitere Belege, aus denen die Berechtigung dieser Auffassungsweise hervorgehen wird, werden wir im Verlaufe weiterer Schilderungen bringen. Eine andere Erklärungsweise ist wirklich nicht so leicht möglich, wie die folgende Erwägung zeigt. Die Zellen waren ursprünglich nackt, es lassen sich deshalb die Scheidewände nicht von schon bestandenen Zellmembranen ableiten; zwischen ihnen befand sich, wie wir sagten, keine Grundsubstanz, es kann sich da als um keine Verdichtung einer solchen an Zellgrenzen handeln. Es bliebe nur der Ausscheidungsprozess, und durch einen solchen könnten wir, wenn wir wollten, die Entstehung der Scheidewände aus Exoplasma auch erklären. Die Substanzen,

1) Dass die Vermehrung der Zellen an der Stelle wo der Knorpel entstehen soll, nicht bedeutend lebhafter ist als anderswo, schliessen wir daraus, dass uns die meisten Mitosen sogar in den peripheren Mesenchympartien und nur wenige in den mittleren vorgekommen sind (was ein Zufall sein kann). Nach einer annähernden Abschätzung handelt es sich wenigstens in ebenso zahlreichen Fällen um das Aneinanderlegen der Zellen wie um Teilungen derselben.

2) Während wir an das gleichzeitige Erscheinen der Scheidewände mit dem Aneinandernähern der Zellkörper Gewicht legen, nehmen die oben von uns citierten Autoren ein späteres Erscheinen der Scheidewände in einer früher nicht näher differenzierten Anlage. (Strasser und Schaffer.)

3) Wenn man dabei schon auf das Verschmelzen der Zellen oder die Teilung derselben denkt!













Verlag v. J. F. Bergmann, Wiesbaden

die die Zellen produzieren, würden sich jedoch nicht nach aussen ausscheiden, sondern würden im Protoplasma selbst zwischen den verschmelzenden Zellen und an der Peripherie derselben abgelagert sein, wodurch die periphere Verdichtung bedingt würde.

Wir haben bisher nur von Scheidewänden in der Knorpelanlage gesprochen. Jetzt machen wir noch darauf aufmerksam, dass dieselbe Substanz, die zwischen den Zellen in der Form von Scheidewänden abgelagert wurde, gleichzeitig auch auf der ehemals nackten freien Oberfläche der jungen Vorknorpelzellen, auf jener, mit der sie sich gegen die die Knorpelanlage umgebenden Mesenchymzellen wenden, sich bildet. Es entsteht hier ein ebenfalls kontinuierlicher Überzug der Zellkörper, der etwa den Wert einer Zellmembran hat. Hier ist der Charakter dieser Substanz als eines Exoplasmas schon erkennbarer als in dem früheren Falle.

Zu diesen auf das erste Auftreten der Grundsubstanz des Knorpels (denn eine solche soll später aus den Scheidewänden entstehen) sich beziehenden Angaben müssen wir noch einige Bemerkungen hinzufügen. Die Scheidewände, von denen wir da gesprochen haben, lassen sich in der ersten Zeit, nachdem sie erschienen sind, nur mit einer gewissen Schwierigkeit und nicht an allen Präparaten gleich gut beobachten. Nur an den am besten fixierten Präparaten erscheinen sie als feine Linien, die sich auch da leicht unserer Aufmerksamkeit entziehen können. Eine weitere Beschwerde bildet der Umstand, dass die Kerne, die an unserem Objekte glücklicherweise meistens weiter voneinander liegen, sich stellenweise doch so einander nähern, dass es sich absolut nicht erkennen lässt, was zwischen ihnen vorhanden ist. Wir halten die an vielen Präparaten und an vielen Stellen der Knorpelanlage gemachten positiven Befunde für entscheidend und nehmen auch da, wo sich wegen ungünstiger Umstände die Scheidewände nicht entdecken liessen, ebenfalls ihr Vorhandensein an. Später, nachdem die Scheidewände dicker ge-

worden sind und nachdem sie sich als Zellmembranen auch auf die freie Oberfläche der Zellen ausgebreitet haben, lassen sie sich schon überall ohne jede Schwierigkeit erkennen. Ihr Lichtbrechungsvermögen und an gefärbten Präparaten ihre Färbbarkeit ist jetzt dabei besonders behülflich.

Durch die gerade geschilderten Prozesse entsteht also inmitten des primitiven Mesenchymgewebes eine Gewebspartie, die aus dicht liegenden durch Scheidewände voneinander getrennten und auf ihren freien Oberflächen mit Zellmembranen bedeckten Zellen besteht[1]).

Zuerst handelt es sich nur um eine unansehnliche Zellengruppe. Erst nachdem sich diese durch Zellenaposition etwas

[1]) Es verdient erwähnt zu werden, dass nicht alles das, was wir betreffend der ersten Stadien der Chondrogenese erwähnt haben, für dieselbe besonders charakteristisch ist. Aus der Struktur der jungen Knorpelanlage, so wie wir sie bisher beschrieben haben, allein liesse sich kaum an ihre eigentliche Bedeutung und ihre Zukunft schliessen. Auf dieselbe Weise, wie wir das gerade beschrieben haben vergrössern sich auch anderswo die Mesenchymzellen und es bilden sich zwischen ihnen auf dieselbe Weise feine Scheidewände, ohne dass daraus ein Knorpel entstehen muss. Ein Beispiel dazu können wir gerade aus der Extremitätenanlage, mit der wir uns bisher beschäftigt haben, erwähnen. In derselben legen sich nicht nur die mittlersten Zellen, die Knorpelanlage bildend, dicht aneinander, sondern auch die an der Peripherie des Mesenchyms, unmittelbar unterhalb des Ektoderms liegenden Mesenchymzellen vergrössern sich und nähern sich, so, dass sie sich mittelst ihrer Körper unmittelbar berühren, aneinander. Es werden dabei an den Berührungsstellen ebensolche Scheidewände gebildet, wie wir sie früher beim Knorpelgewebe beschrieben haben. Es lässt sich nicht bezweifeln, dass die Bildungsweise der Scheidewände an dieser Stelle dieselbe ist, wie sie an der ersteren war. Was nun die Bedeutung der an der Peripherie der Extremitätenanlage aneinander sich legenden Zellen betrifft, so handelt es da um angehende Muskelzellen der dorsalen resp. ventralen Muskulatur der Extremität. Nur ein Unterschied existiert, wie es sich durch aufmerksame Untersuchung ermitteln lässt, zwischen beiden Gewebsanlagen, jener des Muskelgewebes und jener des Knorpels. In dem ersteren Falle, an der Peripherie der Extremität sind die Zellen in allen ihren Dimensionen gleich gross und gehen allmählich in Mesenchymzellen über. In der Mitte der Extremität in der Knorpelanlage sind die Zellen quer zu der Längsrichtung der Extremität verlängert und bilden hier, auf eine sehr charakteristische Weise geordnet, etwa zwei Zellenreihen. Die Art und Weise auf die diese Zellen angeordnet sind, hat ihre Ursache, es handelt sich darum, eine möglichst widerstandsfähige Achse zu bilden.

vergrössert hat, bekommt die Knorpelanlage die Form einer etwa die Mitte der Extremitätenanlage einnehmenden Achse (Tafel XXXV/VI Fig. 2). Die ursprüngliche kleine Zellengruppe war an allen Seiten durch Übergänge mit dem umgebenden Bindegewebe verbunden. Die etwas vergrösserte Knorpelanlage weist schon etwas andere Verhältnisse auf. Die zwei oder etwas mehr Reihen von Vorknorpelzellen, aus denen sie besteht, sind von allen Seiten von Mesenchymzellen umgeben, die noch vollkommen ihre ursprünglichen Eigenschaften behalten haben. Obzwar jetzt die Unterschiede der beiden aneinander grenzenden Zellenarten ziemlich gross sind, bleiben noch jetzt die angehenden Knorpelzellen mit den sternförmigen Mesenchymzellen mittelst Intercellularverbindungen im Zusammenhange. Nur an dem oberen (distalen) und unteren (proximalen) Ende der Skelettanlage, an den Stellen nämlich, an denen das Gewebe durch Apposition neuer Zellen einen Zuwachs bekommt, bemerken wir immer noch allmähliche Übergänge zum Mesenchym. Später, nachdem die ursprünglich stabartige Knorpelanlage sich zu einer Platte zu entwickeln anfängt, wächst die Knorpelanlage ausser von ihren Enden auch von zwei einander entgegengesetzten Seiten. An den übrigen Stellen geschieht schon kein Zuwachs mehr, und daher die scharfen Grenzen der Knorpelanlage, die man da beobachten kann. Die wichtigsten Zuwachsstellen sind eigentlich die Seiten und in allererster Reihe das distale Ende der Anlage, unten erfährt sie, ausgenommen die ersten Stadien, nur einen langsamen Zuwachs, wie davon später die Rede sein wird.

Das Wachstum der Knorpelanlage geschieht, wie das bereits angedeutet wurde, durch fortwährende Verwandlung von Mesenchymzellen in Vorknorpelzellen, und zwar geschieht die Umwandlung auf genau dieselbe Weise, wie wir das bei dem ersten Anlegen des Knorpels in dem primitiven Mesenchym der Extremitätenanlage beobachtet haben. Die Mesenchymzellen, die sich seit jener Zeit nur unbedeutend verändert haben, ver-

grössern sich und legen sich am Rande des Vorknorpels dicht aneinander[1]).

Unsere bisherige Beschreibung bezog sich auf die Knorpelanlage der Extremität und zwar speziell jene der Brustflosse. Wir wollen jetzt einige Worte derjenigen der Unterlage des Fangapparates (der ersten Strahlen der Rückenflosse) von Lophius widmen. Es soll da gleich anfangs hervorgehoben werden, dass der Vorgang der Chondrogenese, wie man ihn an dieser Stelle[2]) beobachten kann, ganz derselbe ist, wie wir ihn von der ersteren Stelle beschrieben haben. In einigen Beziehungen sind die Verhältnisse an der letzteren Stelle sogar günstiger als an der ersteren; dies betrifft gerade die allerersten Stadien des Prozesses.

Auch hier stellt das Mesenchymgewebe die Ausgangsstelle der Knorpelbildung und die ersten Vorknorpelzellen haben die Bedeutung von veränderten Mesenchymzellen. Das Mesenchymgewebe, obzwar es nicht, wie an der ersteren Stelle, durch Dickwerden eines Epithels, sondern durch sich Aneinanderreihen von einzeln ausgewanderten Zellen entsteht, zeigt doch dieselbe Struktur wie in dem ersteren Falle. Das Mesenchym sammelt sich, wie man deutlich beobachten kann, allmählich an der unteren Fläche des die Rückenseite des Embryo oberhalb des hintersten Endes der Oblongata bedeckenden Ektoderms. In der unmittelbaren Nähe des Ektoderms liegen die Mesenchymzellen dichter aneinander, und von da angefangen ist gegen das Rückenmark zu ihre Lagerung lockerer. Die untersten verbinden sich nicht, wie man sich das vielleicht denken könnte, mit der das Centralnervensystem umgebenden Mesenchymschichte, sondern es bleibt zwischen ihnen eine Lücke übrig[3]).

1) Etwa so, wie das die untere Partie der Fig. 4, Taf. XXXV/VI zeigt; diese selbst stellt schon ein viel späteres Stadium dar als jenes ist, von dem wir sprechen.

2) Bei der Bildung des „Flossenträgers" des ersten Strahlen der Rückenflosse.

3) Eine genauere Schilderung dieser Verhältnisse und der Genese der Rückenflossenstrahlen von Lophius gedenken wir einmal später in einer besonderen Arbeit zu geben.

In etwas späteren Entwickelungsstadien bemerken wir, dass die Zellen in der oberen Partie der Mesenchymanhäufung so dicht aneinander zu liegen kommen, dass sie sich unmittelbar berühren. Nach den deutlich bemerkbaren scharfen Grenzlinien zwischen den einzelnen von ihnen könnte man auf Vorhandensein von Intercellularscheidewänden schliessen. Allmählich erscheint die erste Andeutung einer Knorpelanlage. Dieselbe zeigt sich nicht, wie man das vielleicht denken könnte, da, wo die Zellen sich so früh aneinander legen, sondern weiter unten, etwa in der Mitte der ganzen Mesenchymanhäufung, also dort, wo die Zellen schon lockerer gelagert sind. Nur ihr oberer Rand reicht noch etwas in den Bereich der dicht liegenden Zellen. Die Zellen, die zu der Anlage gehören unterscheiden sich von denen der oberen Mesenchympartie hauptsächlich nur durch ihre Anordnung, sie sind etwas vergrössert, in horizontaler Ebene und quer zur Länge des Körpers etwas ausgezogen und legen sich etwa wie Bausteine dicht aneinander (vergl. Taf. XXXV/VI, Fig. 3).

Der so sich anlegende Knorpel nimmt seinen Zuwachs nur zum geringen Teile aus jener Gewebspartie in der die Zellen schon früher dicht gelagert waren. An seinem unteren Rande wächst er z. B.[1]) ganz deutlich durch Apposition neuer Zellen der lockeren unteren Mesenchympartie. Man kann hie und da in der Knorpelanlage übrigens auch später bemerken, dass die Zellen zwischen sich kleine Lücken lassen, ein Zeugnis dafür, dass der Knorpel durch Zusammentreten ehemals locker liegender Zellen zu Stande gekommen ist, und dass da Teilungen von Zellen anfangs eine untergeordnete Rolle spielen. Zuerst lässt sich die Knorpelanlage sehr schwer als solche erkennen und zwar desto schwerer, da die ganze obere Mesenchympartie auch aus dicht liegenden Zellen besteht; erst später, nachdem die Scheidewände zwischen den Vorknorpelzellen etwas dicker geworden sind, zeichnet

[1]) Von Teilungen seiner Zellen abgesehen.

sich die ganze Knorpelanlage durch einen eigentümlichen eben von diesen Scheidewänden verursachten Glanz aus.

Der junge Knorpel tritt an der von uns erwähnten Stelle zuerst in der Form einer gerade in der medianen Ebene stehenden Platte, die von allen ihren Kanten einen Zuwachs erfährt, während der Zuwachs von den Flächen bald aufhört und später nur minimal wird. Aus den dorsolateral von dieser Platte sich befindenden Partien des Mesenchyms, dessen Zellen wie wir sagen, so dicht gelagert waren (vergl. Fig. 3), differenziert sich in der späteren Zeit die Muskulatur des Apparates und in der Mitte zwischen den Muskeln, dorsal vom Knorpel erscheint am Ende wieder eine Partie eines aus locker liegenden sternförmigen Zellen gebildeten Mesenchymgewebes, das sich später in Bindegewebe umwandelt.

Indem wir jetzt das bisher über die Chondrogenese bei Lophius Gesagte rekapitulieren wollen, so müssen wir noch einmal darauf aufmerksam machen, dass da von einem wirklichen Syncytialstadium während des ganzen Prozesses nicht die Rede sein kann. Die Thatsache, dass hie und da wirklich einige Zellen sich nicht trennen oder miteinander verschmelzen, kann an der von uns hervorgehobenen Thatsache nicht viel ändern. Wir nehmen weiter an, dass zwischen den einzelnen Mesenchymzellen, gleichzeitig mit ihrem Aneinanderreihen, oder bei der Teilung ihrer Zellkörper, durch eine gewisse Umbildung des Protoplasmas feste Scheidewände gebildet werden, die uns den ersten Anfang einer intercellularen Substanz, einer Grundsubstanz des künftigen Knorpels vorstellen. Wenn wir die Sache jetzt genau erwägen, so müssen wir einsehen, dass wenn hier doch ein vorübergehendes Stadium, in dem die Zellen untereinander verschmolzen wären, vorkommen sollte, dies an dem ganzen Prozesse nur wenig ändern würde. Wenn wir auf die ganz bestimmt klingenden Angaben der einzelnen Forscher, die eben das Vorhandensein eines solchen Stadiums melden, Rücksicht

nehmen, so können wir annehmen, dass ein solches in gewissen Fällen wirklich vorkommt, wenn auch vielleicht nicht als das allererste Stadium des ganzen Prozesses, sondern als ein Übergangsstadium. Auf diese Weise liessen sich die Angaben von Schaffer z. B. mit unseren eigenen leicht in Übereinstimmung bringen. Wenn sich ein Extremitätenknorpel von Lophius, wie wir es sahen, aus isolierten Zellen bildet, warum könnte sich nicht ein Schwanzflossenknorpel von Ammocötes aus zu einer syncytialen Anlage mit einander verschmelzenden Mesenchymzellen bilden.

Wenn wir also auf der einen Seite zulassen, dass einige der an das syncytiale Stadium der Chondrogenese sich beziehende Angaben der Wirklichkeit entsprechen können, so machen wir andererseits wieder darauf aufmerksam, dass solche Angaben auch ganz leicht einer Täuschung bei den betreffenden Untersuchungen ihre Entstehung verdanken können. Bei Lophius sind, wie wir das ja hervorgehoben haben, die Verhältnisse bei der Chondrogenese noch ziemlich günstig, ebenso kann es bei Petromyzon sein, bei Amphibien, die gerade Strasser und anderen als Untersuchungsobjekte dienten, liegen dagegen, wie wir uns selbst an eigenen Präparaten davon überzeugen konnten, die sehr grossen Zellkerne so dicht aneinander, dass es sich meistens nicht entscheiden lässt, ob da irgendwelche intercellulare Scheidewände zwischen ihnen vorhanden sind oder nicht. Der Umstand, dass an dem günstigeren Materiale von Lophius die Scheidewände nachgewiesen werden konnten, lässt die negativen diesbezüglichen Angaben über Amphibienknorpel als ziemlich unüberzeugend erscheinen. Erst durch weitere Untersuchungen werden sich die richtigen Verhältnisse an diesem Objekte feststellen lassen können.

Wenn es also wirklich so sein sollte, dass der Knorpel einmal aus voneinander getrennten Zellen, ein anderesmal wieder aus nicht differenzierten Protoplasmamassen entstehen würde, so brauchte man daran eigentlich nichts Eigentümliches zu sehen.

Auch anderswo können wir beobachten, dass einige Gewebe, ja ganze Organe einmal aus voneinander getrennten Zellen, ein anderesmal wieder aus Syncytien entstehen. Es ist endlich auch bekannt, dass man auch bei sonst vollkommen entwickelten Geweben und Organen ähnliche Unterschiede finden kann. Dasselbe Organ kann einmal aus einer zusammenhängenden Protoplasmamasse mit eingelagerten Kernen, ein anderesmal aus vielen regelrecht voneinander abgetrennten Zellen bestehen. Beispiele dazu sind aus der Anatomie der Evertebraten allgemein bekannt.

Nachdem wir die Möglichkeit eines syncytialen Anfangsstadiums für die Chondrogenese besprochen, kehren wir wieder zu der Schilderung der weiteren Stadien dieses Prozesses zurück. Wie wir oben gesagt haben, scheiden die dicht aneinander sich legenden Zellen zwischen sich besondere Scheidewände aus, die zuerst ganz fein und schwer sichtbar sind, allmählich dicker werden und an den Grenzen der einzelnen Zellen als scharfe lichtbrechende Linien sehr deutlich hervortreten. Diese Scheidewände haben noch nicht die Bedeutung einer Knorpelsubstanz, und das junge Gewebe, das wir da vor uns haben, ist noch kein wirklicher Knorpel. Die Substanz, aus der die Scheidewände bestehen, färbt sich im ganzen mit denselben Farbstoffen wie das Protoplasma, nur entsprechend intensiver, da sie uns eben, wie wir sagten, stark verdichtetes Protoplasma, ein Exoplasma, vorstellt. Sie ist ausgesprochen acidophil und wir können sie mit dem von Schaffer unlängst eingeführten Namen als „prochondrale Substanz" bezeichnen (Schaffer 1901, S. 22). Es ist das dieselbe Substanz, die schon seinerzeit Strasser in dem sich anlegenden Extremitätenknorpel der Amphibien beobachtete, und die er sich ebenfalls als durch direkte Umwandlung des Protoplasma entstanden dachte. Eine Struktur in dieser Substanz konnten wir nicht entdecken. Die Zellen, zwischen denen sich diese Substanz befindet, können wir als „prochondrale Zellen" und das ganze Stadium der Chondrogenese als ein „prochondrales"

„vorknorpeliges" oder kurz als einen „Vorknorpel", bezeichnen. Der zuletzt angeführte Namen ist keinenfalls neu, er stammt von Strasser, der ihn zuerst in demselben Sinne wie wir jetzt hier angewendet hat. Ein „vorknorpeliges" Stadium der Chondrogeneses, ein „Vorknorpel", wird noch von vielen anderen Forschern erwähnt, doch nicht alle verstehen unter diesem Namen dasselbe wie Strasser. So ist, wie schon oben angedeutet wurde, der „Vorknorpel", den Hasse (1879, b.) beschreibt, schon ein junger Knorpel[1]) mit einer „protochondralen" Grundsubstanz. Schneider benützt sogar diesen Namen zum Benennen eines Gewebes, das mit unserem Vorknorpel gar nichts gemeinschaftlich hat, des sog. „Schleimknorpels" der Cyklostomen (Schneider)[2]). Auch neuestens noch versteht Retterer unter diesem Namen eher etwas anderes als den eigentlichen „Vorknorpel"[3]). Nur noch in den in der neueren Zeit erschienenen über die Histologie der Cyklostomenknorpel handelnden Arbeiten wird dieser Namen in jenem Sinne wie hier angewendet. Es sind das unsere eigenen Arbeiten, in denen wir die Existenz eines Vorknorpels bei der Bildung des Knorpels aus den verschiedensten Geweben nachgewiesen haben, und hauptsächlich die neueste Arbeit Schaffers über die Genese des Schwanzflossenknorpels von Ammocötes. Es ist vollkommen leicht möglich, alle die hierher nicht passenden Fälle auszuscheiden, und den Namen, um den es sich handelt, nur in dem oben angedeuteten Sinne anzuwenden.

Der während der Chondrogenese als ein Übergangsstadium vorkommende „Vorknorpel", oder das „Vorknorpelstadium", ist,

1) Unlängst machte darauf übrigens schon Schaffer aufmerksam. (1901 c, S. 149.)

2) „Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere." Berlin 1879.

3) Retterer, 1900. „Le precartilage diffère du tissu conjontif primordial par son protoplasma plus refringent et plus dense, et par l'energie plus grande avec laquelle il fixe les matieres colorantes."

nachdem er sich vollständig entwickelt hat, durch seine grossen, aus dichtem Plasma bestehenden und dicht aneinander anliegenden Zellen, die voneinander nur mittelst der dünnen acidophilen Scheidewände abgetrennt sind, charakterisiert. Es ist das, wie man aus seiner Bauweise schliessen kann, schon ein ziemlich widerstandsfähiges Gewebe. Was seine Struktur betrifft, so erinnert ein gut ausgebildeter Vorknorpel sehr auffallend an das embryonale Epithelgewebe, wie man solches z. B. im Ektoderm beobachten kann und es ist nicht unwahrscheinlich, dass gerade dieser Umstand bei dem Ableiten des Knorpelgewebes vom Ektoderm eine gewisse Rolle gespielt hat, wobei das übrige auf durch schief geführte Schnitte verursachte Täuschungen zurückzuführen wäre. Die Bauweise eines Vorknorpels ist weiter mit der eines embryonalen Chordagewebes, eines solchen nämlich, in dem es zum Auftreten der Vakuolen im Protoplasma der einzelnen Zellen noch nicht gekommen ist, fast identisch. (Vergl. Taf. XXXVII/VIII, Fig. 15).

Die Ähnlichkeiten, auf die wir da aufmerksam gemacht haben, haben eigentlich gar nichts überraschendes an sich; in allen diesen Fällen handelt es sich um grosse Zellen, die sich unter denselben Umständen, indem sie zwischen sich feste exoplasmatische Scheidewände bilden, eigentlich gar nicht anders verhalten können. Der Vergleich der einzelnen dieser Gewebe gewinnt erst dann ein besonderes Interesse, wenn man auch auf die früheren Schicksale derselben zurückschaut. Ein Vorknorpel entsteht, wie wir gesagt haben, aus locker liegenden mittelst Intercellularverbindungen im Zusammenhang stehenden Mesenchymzellen und wir wissen, dass in einigen Fällen auch die später dicht liegenden Zellen der Epithelien ursprünglich weiter voneinander lagen und mittelst Intercellularverbindungen verbunden waren. Wir haben da die Befunde der Intercellularverbindungen zwischen Blastomeren und in ersten Entwickelungsstadien (Hammar, Klaatsch) im Sinne. Obzwar es noch keinenfalls sicher ist, ob diese Strukturen eine

allgemeinere Verbreitung haben, können wir schon daraus, was bereits bekannt ist, darauf schliessen, dass nicht immer wo embryonale Epithelzellen zwischen sich feste Scheidewände zeigen, und dies ist meistens der Fall, dieselben auch primär sein müssen [1]).

Die späteren Schicksale des Knorpelgewebes und des Epithelgewebes sind jedenfalls verschieden. Im Knorpel bleiben die Scheidewände zeitlebens und werden meistens durch Apposition weiterer Schichten dicker und dicker, im Epithelgewebe werden sie dagegen auf eine Weise, die wir später unten näher besprechen werden, gespalten und es entstehen aus ihnen die Spezialmembranen der einzelnen Epithelzellen.

Das Vorknorpelstadium, mit dem wir uns in den vorangehenden Zeilen beschäftigt haben, wird ziemlich schnell durchgelaufen, und sehr bald bemerken wir, dass die jetzt noch etwas sich verdickenden Scheidewände ihre Acidophilie verlieren und sich mit Hämalaun (oder Hämatoxylin-Thonerde) intensiv färben lassen. Aus dieser Veränderung der Reaktion der Scheidewände können wir darauf schliessen, dass ihre Substanz eine Veränderung ihrer chemischen Konstitution erfahren hat. In den Scheidewänden ist die gerade seine Färbbarkeit durch Hämalaun bedingende Chondroitinschwefelsäure aufgetreten [2]), und das Gewebe ist jetzt schon als ein Knorpel zu bezeichnen [3]). Freilich

---

[1]) Der Leser wird aus dem Kontexte schon begreifen, in welcher Bedeutung wir hier die Bezeichnung „primär" anwenden, die Scheidewände sind nicht „primär", wenn man die ganze Entwickelung eines Gewebes berücksichtigt. Die bei den einzelnen Zellteilungen entstehenden Scheidewände sind jedenfalls auch, jedoch in einem ganz anderen Sinne primär.

[2]) Vergleiche in dieser Beziehung die wichtigen Arbeiten von Hansen 1899 und 1901. Die zweite von ihnen ist uns leider unverständlich geblieben und wir konnten nur den ausführlichen Auszug aus derselben, den Schaffer geliefert hat (Jahresber. üb. d. Fortschr. d. Anatomie 1902, I. S. 170), benützen.

[3]) Strasser erwähnt die Veränderung der Reaktion bei der Umwandlung des Vorknorpels in einen Knorpel nicht, dagegen macht er auf das starke Lichtbrechungsvermögen der verknorpelten intercellularen Scheidewände aufmerksam. (Strasser 1878, S. 259.) Schaffer (1901c) findet bei Ammocötes was die Bildung der Knorpelgrundsubstanz betrifft, etwa dieselben Verhältnisse wie wir bei Lophius.

ist die Grundsubstanz, mit der wir uns da begegnen, noch nicht mit derjenigen eines vollkommen entwickelten Knorpels identisch und wir können nach dem Vorgange Schaffers (1901) diese erste Knorpelgrundsubstanz als eine „protochondrale" Grundsubstanz bezeichnen. Auf welche Weise sich die einmal schon vorhandene Knorpelgrundsubstanz jetzt weiter verändert, damit wollen wir uns in dieser Arbeit schon nicht mehr beschäftigen. Genauer hat solche Veränderungen unlängst an seinem in dieser Beziehung unvergleichbar günstigerem Objekte Schaffer beschrieben.

Wegen seines Habitus, der dünnen intercellularen Scheidewände und der verhältnismässig sehr grossen Zellen ist es nicht möglich, den neu gebildeten Knorpel gleich als einen Hyalinknorpel zu bezeichnen, obzwar sich ein solcher später aus ihm bildet. Er gehört zu jener Knorpelabart, die wir in einer unserer früheren Arbeiten (1897) mit dem keinenfalls neuen Namen „Parenchymknorpel" bezeichnen wollten, und für die Schaffer (1897) den Namen „Zellenknorpel" anwendet[1]).

[1]) Mit Rücksicht darauf, was besonders in seiner letzten Arbeit (1901c, S. 116) Schaffer über die Anwendung des Namens „Parenchymknorpel" sagt, halten wir als notwendig eine nähere Erklärung hier folgen zu lassen. Als wir seinerzeit den Namen „Parenchymknorpel" in einer unserer Arbeiten angewendet haben, haben wir dabei ausdrücklich bemerkt, dass wir uns unter diesem Namen durchaus keinen „Knorpel ohne Grundsubstanz" vorstellen, wie ein solcher seinerzeit unter diesem Namen verstanden wurde. (Rollet in seinem Kapitel über das Knorpelgewebe in Strickers Handbuch der Lehre von den Geweben, Bd. I. 1871, S. 79). Die Stelle unserer Arbeit, an der dies deutlich angedeutet wird ist die folgende: „Dieser Name „Parenchymknorpel" würde etwa mit dem von Johannes Müller angewendeten Namen („der zellige Knorpel"), nicht dagegen mit dem von Koelliker („Knorpel ohne Grundsubstanz") gleichbedeutend sein." (1897, S. 608.) Dortselbst sagen wir weiter: „Als einen prinzipiell vom Hyalinknorpel verschiedenen Typus kann man den Parenchymknorpel nicht betrachten."

Es wird niemand bestreiten wollen, dass es nützlich wäre für die eine minimale Menge von Grundsubstanz enthaltende Knorpel eine eigene Benennung anzuwenden, damit dadurch ihr Unterschied zu dem gewöhnlichen Hyalinknorpel bezeichnet werde. Schaffer wendet dafür den Namen „Zellenknorpel" an

Durch die intensive Färbbarkeit mit Hämatoxylin macht sich jetzt der junge Knorpel inmitten des seit den ersten Stadien der Chondrogenese immer nur unbedeutend veränderten Mesenchyms recht auffallend (vgl. Taf. XXXV VI Fig. 4 oben). Die Grenzen desselben gegen das Mesenchym zu sind jetzt natürlicherweise noch schärfer, als dies früher im Vorknorpelstadium der Fall war. Auch hat man hier, wie dort, nicht nur mit intercellularen Grundsubstanzschichten was zu thun, sondern dieselbe Substanz, aus der solche bestehen, setzt sich auch auf die freie dem Mesenchym zugewendete Seitenoberfläche der einzelnen Zellen fort, so dass diese da wirkliche knorpelige Zellmembranen erhalten. Der auf diese Weise um die ganze Knorpelpartie herum entstehende einheitliche hyaline Saum bildet eine scharfe Grenze gegen das Mesenchym zu, die wir schon früher hervorgehoben haben.

Auf einen sehr interessanten Umstand müssen wir bei der Erwähnung dieses Saumes aufmerksam machen. Wie wir das oben seinerzeit erwähnt haben, bleiben die Mesenchymzellen, auch nachdem sie intercellulare Scheidewände und Zellmembranen erhalten haben und sich so in Vorknorpelzellen umgebildet haben, mit den den Vorknorpel unmittelbar umgebenden noch nicht umgewandelten nackten, sternförmigen Zellen in Ver-

---

der etwa nach dem Vorbilde des von Joh. Müller angewendeten gebildet ist, und schon von Leydig benützt wurde. Es ist wahr, dass mit dem Namen „Parenchymknorpel", den wir in unserer älteren Knorpelarbeit angewendet haben, früher eine falsche Vorstellung verbunden war, dass ein Knorpel ohne Grundsubstanz nicht existiert und dass das Chordagewebe, das früher ebenfalls unter diesem Namen verstanden wurde, nicht in die Reihe der Knorpelgewebe gehört. Es handelt sich jetzt nur darum ob man den Namen, nachdem er eigentlich in der letzten Zeit ausser Gebrauch war, wieder benützen und ihn mit einer veränderten Definition verbinden darf oder nicht. Wir sind ausserdem der Meinung, dass durch den Namen „Parenchymknorpel" die betreffenden an Pflanzenparenchyme ungemein erinnernden Gewebe, um die es sich da handelt, unvergleichbar besser charakterisiert wären als durch den Namen „Zellenknorpel", der besser für das, was wir als „Vorknorpelgewebe" bezeichnen, passen würde.

bindung. Die Fortsätze der Mesenchymzellen verbinden sich mit den Zellmembranen der Vorknorpelzellen. Dieselben brückenartigen Verbindungen beider Zellarten kann man auch jetzt noch, nachdem sich die Vorknorpelzellen in Knorpelzellen umgewandelt haben, mit der grössten Deutlichkeit erkennen, und zwar kann man sich, da sich jetzt die Verhältnisse bequemer untersuchen lassen als das früher der Fall war, davon überzeugen, dass sich diese Brücken direkt mit der verknorpelten Zellmembranen, nicht dagegen mit den eigentlichen Körpern der Zellen verbinden. Es ist dies eben eins der vielen Zeichen, die dafür sprechen, dass die Zellmembranen und die Grundsubstanz, deren Fortsetzung die ersteren ja vorstellen, nur die Bedeutung eines Exoplasmas haben. Wenn es sich da um nach aussen ausgeschiedene Substanz handeln würde, müssten die Brücken die Zellmembranen durchsetzen und bis zu den eigentlichen Zellkörpern reichen. Erst in einer bedeutend späteren Zeit, nachdem sich die Mesenchymzellen in Bindegewebszellen umgewandelt und ein Perichondrium um den Knorpel herum ausgebildet haben, gehen diese Verbindungen vollständig verloren.

Jene scharfe Grenze gegen das Mesenchym zu, von der wir in den vorangehenden Zeilen gesprochen haben, hat der junge Knorpel überall an seiner Oberfläche, mit Ausnahme jener Stellen, von denen er einen Zuwachs erfährt, behalten. Die hauptsächlichen Stellen, von denen der Zuwachs des Knorpels geschieht, sind immer noch dieselben, die wir schon oben bei der Besprechung des Vorknorpelstadiums erwähnt haben, also das distale und teilweise noch das proximale Ende der immer die Mitte der jungen Extremität einnehmenden Knorpelanlage. In jenem Stadium, in dem wir zuerst einen Knorpel vor uns haben, wächst die Anlage, wie wir das schon erwähnt haben, stark in die Breite und aus dem Vorknorpelstab, den wir anfangs vor uns hatten, wird eine immer breitere knorpelige Platte. Es hängt dies mit dem gleichzeitigen Abflachen des ganzen Extremitäten-

stummels zusammen, und es geschieht dies jedenfalls nicht anders, als durch einen Zuwachs von zwei Seiten, der oralen und kaudalen. (Wenn man auf die Lage der Extremität zum ganzen Körper Rücksicht nimmt. Erst später dreht sich bekanntlich die Extremität etwas um.) Hauptsächlich an den ersteren Stellen, an den beiden Enden des jungen Knorpels, lässt sich der allmähliche Übergang des Knorpelgewebes in das Mesenchym leicht beobachten: auf die schon gut ausgebildeten Knorpelzellen folgen da Vorknorpelzellen und an diese endlich sternförmige Mesenchymzellen (vergl. Fig. 4 Taf. XXXV/VI). Alle die Stadien der Chondrogenese, die wir in den vorangehenden Zeilen der vorliegenden Abhandlung beschrieben haben, findet man hier an einer kleinen Stelle nebeneinander und kann da das früher gefundene leicht kontrollieren. Ebenso wie wir bei der Chondrogenese ein anfängliches syncytiales Stadium vermisst haben, vermissen wir hier ein solches. Man sieht, wie die Zellen überall ihre Individualität wahren und nirgends miteinander verschmelzen. Bei dem Aneinanderlagern derselben treten immer gleich die Scheidewände zwischen ihnen auf.

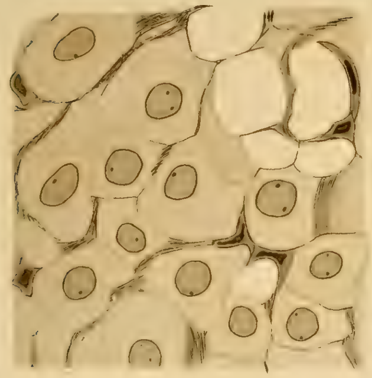
Die auffallende Übereineinstimmung der Art und Weise, auf welche der Knorpel einen weiteren Zuwachs erfährt mit jener, auf welche er seinen ersten Ursprung genommen hat, bestärkt uns in der Annahme, dass man auch anderswo nach der Aneinanderfolge der Übergangsstadien am Rande einer zuwachsenden Knorpelpartie auf die wirkliche Entstehungsweise des Knorpels schliessen dürfe. Man ist übrigens bei dem Studium der Chondrogenese meistens auf die Übergangsstellen, die man vorfindet, hingewiesen, und so ist die Sache sehr wichtig. Die Richtigkeit dieser Annahme erweist sich auch anderswo. Wir machen in dieser Beziehung auf die Übereinstimmung der von Schaffer neuestens bei dem Studium der Chondrogenese in der Schwanzflosse von Ammocoetes gemachten Befunde damit was man bei der Untersuchung der Übergangsstellen über die Entwickelungsweise des

Knorpels eruieren konnte, aufmerksam [1]). Die Übereinstimmung ist in unserem Falle, bei dem Studium der Chondrogenese im embryonalen Körper entschieden viel auffallender als irgend anderswo. Hier haben wir mit dem allereinfachsten Bindegewebe, dem Mesenchym und dessen Umwandlungen, was zu thun. Auch in der Brustflosse werden, jedenfalls später, die Verhältnisse des Knorpel-Zuwachses, nachdem sich das Mesenchym durch Bildung von Bindegewebsfasern in ein gewöhnliches Bindegewebe umwandelt, etwas komplizierter. Dann stellen natürlich die allerersten Stadien der Umwandlung der Bindegewebszellen in Vorknorpelzellen nicht mehr eine ganz genaue Rekapitulation der ersten Stadien der primären Chondrogenese. Man muss immer von den zwischen den Zellen jetzt vorhandenen Bindegewebsfibrillen absehen, wenn man berechtigte Schlüsse über die allerersten Stadien der Chondrogenese machen will. Trotzdem behält im grossen und ganzen auch jetzt das von uns angenommene Gesetz seine Gültigkeit. Wo ein Knorpel aus Bindegewebe entsteht und aus demselben seinen Zuwachs bekommt, wie man das z. B. bei Cyklostomen leicht beobachten kann, kann man sich wieder davon überzeugen

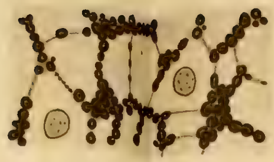
Wir kommen, nachdem wir die allgemeiner wichtigen Einzelheiten der normalen Chondrogenese besprochen haben, endlich noch zur Besprechung der Anordnung der Zellen in der Anlage des knorpeligen Brustflossen-Skelettes. Schon oben haben wir von den Vorknorpelzellen gesagt, dass sie in einigen Reihen liegend eine festere Achse des Extremitätenstummels bilden. (Fig. 2,

[1]) Wir haben (1898) den Versuch gemacht die Knorpelentwickelung bei Petromyzon vom Vorknorpel bis zum „gelben“ Knorpelgewebe ausschliesslich auf Grundlage solcher Übergangsstellen zu deuten. Dass in Einzelheiten der späteren Entwickelung die Befunde und Deutungen Schaffers (1901) von unseren eigenen Annahmen abweichen, ist für uns hier, wo es sich um das morphologische der allerersten Entwickelungsstadien und nicht um das mikrochemische der späteren Knorpelentwickelung handelt, von untergeordneter Bedeutung.

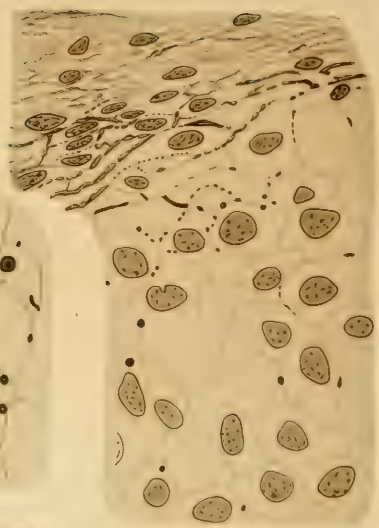
10.



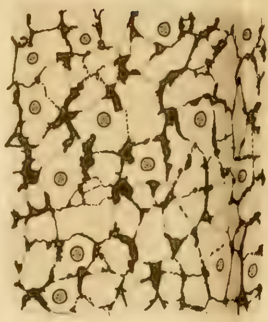
14.



11.



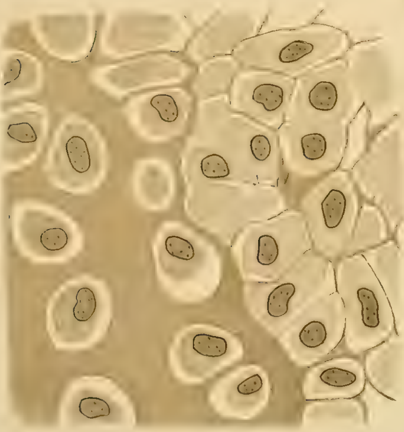
13.



12.

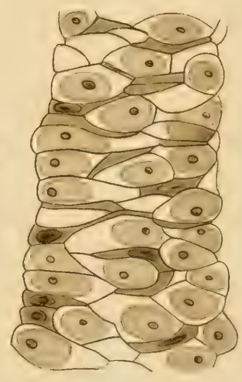


9.

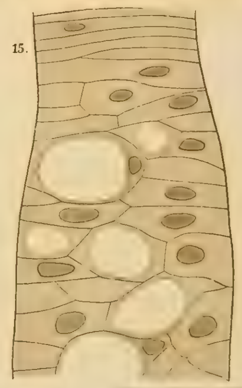


8

7.



15.



Taf. XXXV/XXXVI.) Etwas später, etwa vor der Umbildung des Vorknorpels zum Knorpel, sehen wir die Zellen alle nebeneinander in einer einzigen Schichte liegend, und da haben wir schon den ersten Anfang der Bildung einer knorpeligen Platte. Ob diesem Stadium ein solches vorangeht, in dem die Knorpelzellen eine einfache Reihe bildend vorkommen würden, ist nicht wahrscheinlich, nur wegen der Kürze haben wir früher von „Zellenreihen" gesprochen. In etwas noch weiter fortgeschritteneren Entwickelungsstadien, hauptsächlich solchen, in denen wir schon mit einem wirklichen Knorpel zu thun haben, wird die einschichtige Knorpelplatte schon sehr breit. Unsere Figur 4, Taf. XXXV/VI zeigt einen Querschnitt derselben. Die Regelmässigkeit, mit der da die Zellen angeordnet sind, ist sehr auffallend, und wir können sie etwa mit der sog. „geldrollenförmigen" Anordnung der Knorpelzellen vergleichen, der wir so oft dort, wo dünne stäbchen- oder fadenförmige Knorpelpartein entstehen sollen, begegnen. Gerade unlängst hat Schaffer eine solche Anordnung der Knorpelzellen bei den sich anlegenden Knorpelstrahlen des Schwanzflossenskelettes von Ammocötes beschrieben; sehr schön kann man sie z. B. auch in den jungen Knorpeln des Kiemenknorpels der Teleostier und des Petromyzon sehen. Dieselbe Anordnung sieht man an dem jedenfalls stark modifizierten Skelettgewebe der cirkumoralen Tentakel von Amphioxus[1]), weiter überall bei niederen Wirbeltieren in den früheren Entwickelungsstufen des Chordagewebes[2]). Aus allem, was wir da angeführt haben, muss man schliessen, dass diese so allgemein verbreitete Gestaltung und Anordnung der Zellen eine besondere physiologische Bedeutung haben muss, sie hängt innig mit der mechanischen Aufgabe, die den betreffenden Ge-

1) Vergleiche die Arbeit von Joseph, „Beiträge zur Histologie des Amphioxus." Arbeiten der zool. Institute zu Wien. T. XII. 1901. Taf. I, Fig. 5.

2) Verg. Klaatsch (1893).

weben im Tierkörper zukommt, zusammen. Die von uns erwähnte ist bei gewissen Gelegenheiten die passendste Anordnung der Zellen; bei dieser können die Zellen resp. deren Scheidewände den von aussen wirkenden Einflüssen den grössten Widerstand liefern. Es ist einleuchtend, dass es sich da um die Vermehrung der Widerstandsfähigkeit des Gewebes unter gleichzeitiger Erhaltung seiner Elastizität handelt; wenn es sich in einem solchen Gewebe nur um die Vermehrung der Zugfestigkeit handeln sollte, so müssten seine Zellen gerade in der Längs richtung verlängert sein und würden sicher in mehreren Reihen liegen.

Die Umbildung der „geldrollenförmigen" Anordnung zu einer einschichtigen Platte, wie wir sie vom theoretischen Standpunkte aus annehmen könnten, geschieht unter dem Einflusse äusserer Wirkungen, auch hier handelt es sich darum, die mechanische Fähigkeit des Gewebes zu vermehren. Alle Zellen sind anfangs niedrig, später jedoch quer auf die Oberfläche der Platte verlängert und nehmen etwa eine cylindrische Gestalt an[1]).

Die Anordnung der Zellen im jungen Knorpel, die wir gerade besprochen, erhält sich jedenfalls sehr lange; die ältesten Embryonen, die uns zur Disposition standen, diejenigen von der Länge von 12 mm zeigten sie noch vorzüglich. Leider fehlte es uns an Material, an dem wir die weiteren Umbildungen verfolgen könnten, doch kann man sich dieselben leicht vorstellen. Es muss endlich einmal die Zeit kommen, zu der die einzige Zellenschichte nicht mehr ausreicht, die Knorpelplatte wird dicker und die Zellen müssen infolgedessen sich in zwei, später in noch mehreren Reihen lagern. Es geschieht dies zum Teil durch Verschiebung der Zellen, zum grösseren Teile aber durch Teilung derselben. In solchen Stadien kommt auch schon jedenfalls eine grössere Menge von Grundsubstanz vor, so dass der

[1]) Bei der früher erwähnten Anordnung waren sie im ganzen scheibenförmig.

Knorpel allmählig das Aussehen eines Hyalinknorpels bekommt. Die jüngsten uns zur Disposition stehenden Larven von Lophius, die etwa 3 cm lang waren, zeigten im hochdifferenzierten Extremitätenskelette schon überall einen ausgesprochenen Hyalinknorpel. Die einzelnen Veränderungen eines Knorpels bei dessen Dickenwachstum wurden vor kurzem von Schaffer (1901 c) an seinem Objekte, dem Schwanzflossenknorpel von Ammocötes, beschrieben und wir können hier auf seine Arbeit hinweisen, in der Voraussetzung, dass die von ihm angegebenen Verhältnisse kaum viel von denen bei anderen niederen Wirbeltierformen verschieden sein können.

Von der Einschichtigkeit der knorpeligen Skelettanlage der Brustflosse, die wir oben hervorgehoben haben, giebt es eine Ausnahme. Schon von frühen Stadien angefangen lagern sich auf dem untersten Rande derselben die Zellen in mehreren Schichten, und der Zuwachs des Knorpels, der hier zu beobachten ist, zielt nicht so auf das Längenwachstum der ganzen Anlage ab, als gerade auf die Verdickung dieser untersten Partie, die, wie das aus unserer Fig. 4, Taf. I ersichtlich ist, endlich als eine Anschwellung der Skelettanlage erscheint[1]). Während in der eigentlichen knorpeligen Platte die Zellen die oben erwähnte cylindrische Form haben, sind sie hier polyedrisch und in mehreren Schichten gelagert. Man kann gleichzeitig bemerken, dass sie in ihrer Entwickelung bedeutend hinter denen der Knorpelplatte stehen; während jene schon den Charakter von Knorpelzellen haben, besteht die von uns erwähnte Anschwellung lange nur noch aus Vorknorpelzellen.

Was die Bedeutung dieser Partie betrifft, so ergiebt sich dieselbe, wenn wir ihre späteren Schicksale verfolgen. Es wird

[1]) Nachdem dieselbe einmal gebildet ist geschieht das Längswachstum auch nur ausschliesslich vom oberen Ende der knorpeligen Platte und von ihren Rändern, das untere Ende ist durch die Ausbildung der Anschwellung um so zu sagen einmal für immer fixirt.

aus ihr die basale Partie des Skelettes gebildet (Basipterygium); das eigentliche Skelett der distalen Partie der Extremität entsteht aus der Knorpelplatte, die später in die einzelnen Knorpel der Brustflosse zerfällt. Näher mit diesen Prozessen, die wir übrigens nur teilweise beobachten konnten, werden wir uns an dieser Stelle nicht beschäftigen.

Etwas Ähnliches wie wir gerade über die Umbildung des Vorknorpels der Brustflosse in Knorpel und über dessen Zuwachs gesagt haben, gilt auch betreffend der Knorpel anderer Körperpartien. Die Bauchflosse, in der sich das knorpelige Skelett bedeutend spät entwickelt, haben wir in dieser Beziehung nicht genau untersucht, doch was die ersten Flossenstrahlen der Rückenflosse (die sich später zu dem bekannten Fischereiapparate umbilden), betrifft, so geschieht der Zuwachs des Knorpels etwa von allen Kanten gleichmässig. Derselbe bekommt (wir meinen da jenen des vordersten Flossenstrahlen) das Aussehen einer etwa quadratischen senkrecht gestellten Platte. Was die Anordnung der Zellen betrifft, bemerkt man da einen Unterschied; dieselben sind nicht in eine Schichte geordnet, wie es in den Extremitäten der Fall war, sondern die Zellen liegen von Anfang an in mehrere Schichten und der ganze Knorpel entwickelt sich sehr schnell durch reiches Ablagern der Grundsubstanz zu einem Hyalinknorpel. Die Unterschiede sind durch die ganz verschiedene Aufgabe, die diesem Gewebe zukommt, leicht erklärlich. Es handelt sich in letzterem Falle mehr um die Festigkeit als um Elastizität des Gewebes.

Die bisherige Schilderung der Chondrogenese bei Lophius wäre bei weitem nicht vollständig, wenn wir nicht noch einen besonderen Modus anführen würden, auf den die Grundsubstanz und zwar auf eine sehr ergiebige Weise zunehmen kann. Wir haben die Knorpelgrundsubstanz resp. schon die ihr vorangehende acidophile Grundsubstanz des Vorknorpels für umgewandeltes Protoplasma, für Exoplasma erklärt, das teils an

den Berührungsflächen der miteinander verschmelzenden Zellen, teils gleichzeitig mit den Zellteilungen entsteht und das auch die freien Zellflächen bedeckt. Es handelt sich da wirklich immer um die vom Zellkern entfernteren Partien des Protoplasmas, die in der eben angedeuteten Weise verändert werden. Es sind das die gewöhnlichen Knorpelzellen, die die Grundsubstanz auf die eben angedeutete Weise bilden. Nun kommen im jungen eben aus Vorknorpel sich bildendem Knorpel neben diesen auch noch Zellen einer zweiten Art vor, die sich dadurch von den ersteren unterscheiden, dass sich ihre Zellkörper in toto in Grundsubstanz umbilden, wodurch die Zellen natürlich als solche zu existieren aufhören. Es sind das die „Intercalarzellen" (Schaffer). Es ist klar, dass es sich da nicht um zwei prinzipiell verschiedene Zellenarten handelt, sondern um eine Differenzierung einer und derselben Zellenart in zwei verschiedenen Richtungen. Wo man die ersten Anfänge dieser Differenzierung suchen sollte, lässt sich nicht gut erkennen; es scheint uns, dass sie schon im Vorknorpelstadium anfängt, doch können in diesem die Unterschiede der Zellen nur ganz gering sein, so dass sie uns leicht entgehen. Sobald sich das Knorpelgewebe etwas entwickelt hat, sieht man in ihm neben den gewöhnlichen grossen hellen Elementen kleine Zellen, deren Protoplasma viel dichter ist, sich intensiver färbt und sich durch ein auffallendes Lichtbrechungsvermögen auszeichnet. Der Kern dieser Zellen ist kleiner als derjenige der gewöhnlichen Knorpelzellen und viel dichter gebaut. Zuerst zeichnen sich diese Zellen durch ihre dunkeln, frühzeitig verknorpelnden Zellwände in dem umgebenden Gewebe aus, ihr Inneres ist anfangs noch nicht verändert. Man kann in diesem Zustande ihre ganze Form gut erkennen, während diejenige der anderen Zellen sich schon, da sie mittelst ihrer Exoplasmaschichten miteinander verschmolzen sind und ihre Individualität verloren haben, nicht mehr erkennen lässt. Wenn wir diese Zellen auf späteren Entwickelungsstufen

verfolgen, so können wir beobachten, dass ihre Substanz gleichmässig dunkel wird, so dass sie sich von den unterdessen verknorpelten Scheidewänden (Exoplasmen) des übrigen Gewebes schon nicht mehr unterscheidet. Ihre Kerne lassen sich jetzt nicht immer deutlich in ihrem Innern entdecken (Taf. XXXVII/VIII, Fig. 7). Alle diese Umstände sprechen dafür, dass diese Zellen in toto verknorpeln und sich in Grundsubstanz verwandeln, welche letztere dadurch natürlich einen bedeutenden Zuwachs bekommt. Wirklich finden wir in älteren Knorpeln keine Spur von solchen Intercalarzellen mehr. Wir finden die kleinen Zellen, die „Intercalarzellen", an unserem Materiale (Lophius), an verschiedenen Stellen verschieden reichlich verbreitet. Im sich anlegenden Extremitätenskelette kommen dieselben entschieden spärlich vor, in grosser Menge kann man sie dagegen in den Knorpeln des Kopfskelettes und den Kiemenbogen finden. Unsere Figur 7 Taf. XXXVII/VIII, die sie vorstellt, zeigt gerade die Verhältnisse an der zuletzt genannten Stelle. Ihr häufiges Vorkommen an einigen Stellen lässt sich leicht dadurch erklären, dass es sich an diesen darum handeln muss, dass die betreffenden Knorpel schnell fester werden, und da würde die Knorpelgrundsubstanz auf dem gewöhnlichen Wege vielleicht nicht schnell genug zunehmen können. Im Extremitätenknorpel, in dem es sich um die Erhaltung der Elastizität handelt, hätten diese Vorgänge wenigstens in den ersten Entwickelungsstadien keine so hohe Bedeutung.

Die kleinen in Knorpelgrundsubstanz in toto sich umwandelnden Zellen wurden zuerst von Strasser (1879) beobachtet und zwar hat sie dieser Autor nach ihrem Aussehen als „dunkle prochondrale Elemente" bezeichnet. Über die Rolle, die ihnen im Leben des Gewebes zukommt, war er bereits gut unterrichtet. In der neuesten Zeit hat diese Zellen Schaffer (1901 c) bei der Knorpelbildung in der Schwanzflosse von Ammocötes beobachtet und giebt uns nähere Nachrichten über dieselben (vergl. seine Fig. 6—8, Taf. VII mit unserer Fig. 7, Taf.

XXXVII VIII); er nennt sie „Intercalarzellen", welchen Namen auch wir hier angenommen haben. Nach seiner Ansicht würden alle diese Zellen nicht einmal in jedem Falle zu Grunde gehen müssen, sie bilden jedenfalls intensiver und unter Beteiligung ihres ganzen Körpers die Grundsubstanz, doch sie können sich am Ende erholen und es werden aus ihnen wieder gewöhnliche Knorpelzellen[1]).

Neuestens beobachtete solche Zellen auch Hansen (1899). Dieser Forscher lässt die Knorpelgrundsubstanz bekanntlich als aus dichten kollagenen Bindegewebsfibrillen zusammengesetzt sein, die nur mit Chondroitinschwefelsäure maskiert sind. Nun findet er, dass, während andere Zellen die kollagenen Fibrillen nur an ihrer Oberfläche bilden, gewisse Zellen in toto in Bündel von kollagenen Fibrillen sich umbilden.

Wir werden später darauf aufmerksam machen, dass diese Zellen eigentlich keine Spezialität des jungen Knorpelgewebes sind; man findet ihnen analoge auch in gewissen anderen Geweben, im Vorknorpelgewebe und bei der Bildung der elastischen Fasern im elastischen Gewebe.

Wie wir das schon erwähnt haben, kommen diese Intercalarzellen nur im sich eben bildenden Knorpelgewebe vor, im einmal fertigen hyalinen Knorpel fehlen sie, doch es hört hier die Umbildung der Zellen in Grundsubstanz nicht auf. Der Unterschied ist dabei, dass es hier im entwickelten Knorpel schon keine besondere Art von Zellen giebt, die da in Grundsubstanz, um so zu sagen, zu Grunde gehen würden, es sind das ganz gewöhnliche, von den übrigen sich nicht unterscheidende Knorpelzellen, die jetzt auf die angegebene Weise zur Vermehrung der Knorpelgrundsubstanz beitragen. Ältere Angaben über diesen Prozess stammen z. B. von Beale (1862, S. 123); später machte

[1]) Schaffer 1901c, S. 131: „Kern und Zellenkörper erholen sich scheinbar von dem erlittenen Drucke und nehmen allmählich Umfang und Form der übrigen Zellen an."

auf denselben Spina[1]) aufmerksam, doch schreibt dieser Autor diesem Prozesse bei der Bildung der Grundsubstanzen eine, wie es uns scheint, allzu grosse Wichtigkeit zu. In der neuesten Zeit erwähnt einen solchen Prozess Schaffer in seinen Arbeiten (1896, 1900, 1901 c). Nähere Untersuchungen über die Rolle, die dieser Prozess im erwachsenen Knorpelgewebe zu spielen hat, wären jedenfalls wünschenswert. Vergl. übrigens auch Solger, 1893.)

Der Prozess der Chondrogenese, wie wir ihn gerade auf Grundlage unserer Untersuchungen an Lophiusembryonen beschrieben haben, stimmt, von einigen Einzelheiten abgesehen, in der Hauptsache doch damit, was wir durch die Arbeiten von Strasser und Retterer über die Chondrogenese der Amphibien und durch diejenige von Schaffer über die von Ammocötes gelernt haben. Wenn da auch in den Anfangsstadien des Prozesses einige Unterschiede vorhanden sein können, so sehen wir doch in allen den erwähnten Fällen, dass sich in einer gewissen Zeit die Zellen vergrössern, zu einem Vorknorpel ordnen und dass erst dann aus diesem das eigentliche Knorpelgewebe entsteht. Es lässt sich denken, dass auf dieselbe Weise sich der Knorpel auch bei anderen in dieser Beziehung nicht so genau untersuchten Tiergruppen entwickelt, doch eine allgemeine Verbreitung hat diese Art des chondrogenetischen Prozesses bei den Wirbeltieren bei Weitem doch nicht, wir müssen da auf die Selachier hinweisen, bei denen die Knorpelbildung auf eine etwas andere Weise vor sich geht; hier kommt das eigentliche Vorknorpelstadium der Chondrogenese überhaupt nicht zur Geltung und das Knorpelgewebe entsteht durch eine eigentümliche direkte Umbildung des Mesenchymgewebes. Von einem Vergrössern und Aneinanderlegen der Mesenchymzellen kann da keine Rede sein; die Zellen nähern sich jedenfalls stark einander,

[1]) Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch. in Wien. Math. naturw. Cl. W. LXXX. 1880.

doch eine Aneinanderreihung derselben und Bildung von Scheidewänden kann man da nicht beobachten, ihre Grösse bleibt scheinbar dieselbe und es wird, wie das wenigstens auf den ersten Anblick auf uns den Eindruck macht, zwischen ihnen eine mit Hämatoxylin blau sich färbende Grundsubstanz, die junge Knorpelgrundsubstanz, ausgeschieden.

Mit diesem Modus der Knorpelbildung, dessen allgemeine Eigenschaften wir bereits da angegeben haben, kann man sich bei Bildung der einzelnen Skeletteile im embryonalen Körper der Selachier begegnen. Die von uns in dieser Beziehung untersuchten Selachierembryonen gehörten den Arten Pristiurus melanostomus, Torpedo ocellata und Spinax niger an. Was die ersten zwei Arten betrifft, so standen uns von ihnen mehrere ganz junge Embryonen von der Länge von 12—30 mm zur Verfügung, die wir seinerzeit von der zoologischen Station in Neapel bekommen haben; dieselben waren mit Sublimat vorzüglich konserviert. Am günstigsten erwiesen sich uns von ihnen die etwa 12 mm langen Torpedoembryonen (Sagittalschnitte!), an denen die Trabekeln des Kopfskelettes gerade in der Entstehung begriffen waren. Was die dritte der genannten Formen (Spinax) betrifft, so haben wir uns von derselben bei der Gelegenheit unseres Aufenthaltes auf der zoologischen Station in Bergen in Norwegen eine Reihe von Embryonen konserviert. Die jüngeren Entwickelungsstadien waren jedenfalls nicht darunter, denn die kleinsten davon erreichten schon die Länge von etwa 4—5 cm, doch auch diese erwiesen sich als geeignet zu unseren Zwecken, da die Knorpeln zu dieser Zeit noch intensiv weiter wachsen. Sie wurden teils mit Sublimat-Eisessig, teils mit Pikrinsäure-Acid. nitric. fixiert[1].

[1]) Was die bei der Untersuchung unserer Objekte angewendeten Färbungsmittel betrifft, so waren die bereits fertigen Präparate von Pristiurus mittelst Pikrokarmin gefärbt, sie erwiesen sich daher nur teilweise als günstig und dienten hauptsächlich zur Kontrolle dessen, was an den anderen gefunden wurde. Die Serienschnitte von Torpedo färbten wir besonders zum Zwecke dieser Arbeit mit Hämatoxylin nach Delafield, teils auch mit Safranin. Was die Spinaxembryone betrifft, so ist das Nähere im Texte angegeben.

Auch hier wurde zur Färbung der Grundsubstanz des sich bildenden Knorpels Hämalaun oder Hämatoxylin gewählt, neben ihm aber mit gutem Erfolge auch Gentianaviolett, das auch die ersten Spuren einer Grundsubstanz nachzuweisen half. Zur Färbung der Bindegewebsfasern wurde van Giessonsche Mischung: Pikrinsäure-Säurefuchsin, weiter Bleu de Lyon und mit gutem Erfolge Lichtgrün gewählt. Zur Färbung des Protoplasmas auch Bordeaux R oder Erythrosin. Die letzteren der Färbungen wurden meistens mit einer Kernfärbung durch Eisenhämatoxylin kombiniert. Endlich wurden auch einige Proben mit Safranin und mit Orcein gemacht. Von diesen letzteren erwies sich die Safraninfärbung als ziemlich brauchbar.

Auf die Histogenese des Selachierknorpels ist schon vor längerer Zeit in zwei seiner Arbeiten Hasse (1879, 1879b) eingegangen, doch betrifft seine Beschreibung schon verhältnismässig späte Stadien dieses Prozesses, solche nämlich, in welchen die knorpelige Grundsubstanz schon vorhanden ist. Das was er daselbst als einen „Vorknorpel“ bezeichnet, ist nichts anderes als ein wirklicher Knorpel, dessen Grundsubstanz nur noch nicht definitiv ausgebildet ist. Es war daher niemals gut möglich, das von Hasse angegebene mit dem Resultate der Forschungen z. B. von Strasser in Übereinstimmung zu bringen[1]), obzwar

[1]) Eine vorläufige Mitteilung über die Untersuchungen Hasses ist im „Zoologischen Anzeiger“ (1879) erschienen. Von den hier enthaltenen Angaben können wir in einigen Citaten das Wichtigste anführen. Das erste von Hasse untersuchte Stadium der Genese eines „Spindelzellenknorpels“ wird da auf folgende Weise charakterisiert: „Die rundlichen Zellen des Blastems werden eingebettet in eine leicht imbibirbare homogene Substanz. Es bildet sich so das prochondrale Gewebe (prochondrale Zellen und prochondrale Grundsubstanz). Diese Grundsubstanz stellt ein Maschen- oder Alveolenwerk dar, in welchem die Zellen anfänglich einzeln liegen.“ Über die Bildung des hyalinen Knorpels giebt Hasse an, dass diese auf wesentlich dieselbe Weise vor sich geht: „es bildet sich um die Zellen des Blastems prochondrale Grundsubstanz.“ „Erst später tritt die wirkliche Knorpelgrundsubstanz in Form von Höfen (oder Kapseln) um die Knorpelzellen herum auf.“ Bei der Gelegenheit der Beschreibung einiger Eigentümlichkeiten der Chondrogenese von Centrina be-

Hasse selbst merkwürdigerweise sogar auf die Übereinstimmung seiner Befunde mit denen Strassers aufmerksam macht.

Indem wir bei unseren eigenen Untersuchungen an die allerersten Stadien des betreffenden Prozesses einzugehen vermochten, können wir den Versuch wagen die beiden scheinbar sehr weit voneinander abweichenden histogenetischen Prozesse, die Chondrogenese der Selachier mit der der anderen Tiere in Übereinstimmung zu bringen.

Unsere Abbildungen Fig. 5, 6, Taf. XXXV/VI, stellen uns Partien aus in Bildung begriffenen Knorpeln zweier verschiedenen Selachierarten. Fig. 6 stellt den Rand einer gerade in Entstehung begriffenen Trabecula cranii von Torpedo ocellata dar, die Fig. 5 den Rand eines durch Zuwachs sich vergrössernden Knorpels aus dem Schädel eines etwas älteren Embryo von

---

merkt Hasse, dass die prochondrale Grundsubstanz „aus einer Umwandlung von Zellenprotoplasma entstanden ist.“ „Sie trägt so einen embryonalen, einen in der Bildung begriffenen Charakter.“ (L. c. S. 352.) Die einzelnen nach einander folgenden Stadien der Chondrogenese wären, wie aus seiner Beschreibung hervorgehen würde, etwa die folgenden: Protoplasma, Protoplasma, das in eine prochondrale Grundsubstanz sich umgewandelt hat und endlich in eine hyaline Knorpelgrundsubstanz umgewandeltes Protoplasma. Diese Stadien wären jedenfalls dieselben, die auch Strasser bei seinen Untersuchungen finden konnte und doch weichen die Beschreibungen beider Forscher in den Details weit voneinander. Die grosse Arbeit von Hasse (1879 b) enthält kaum etwas mehr über die Chondrogenese als die vorläufige Mitteilung, nur ist hier eine Abbildung seines prochondralen Stadiums der Chondrogenese (Taf. I. Fig. 1) enthalten, aus der man, besonders, wenn man sie mit dem, was wir an unseren eigenen Präparaten finden, vergleicht, ersehen kann, dass dieses Stadium bereits ein junger Knorpel ist; die von ihm angegebene Färbbarkeit mit bestimmten Farbstoffen spricht wenigstens entschieden dafür. Es geht dies aus dem an die betreffende Abbildung sich beziehenden Passus (1879 b, S. 7) deutlich hervor: „In dem mir vorliegenden Stadium der Bildung (Fig. 1) ist das Gewebe unzweifelhaft Knorpel, allein ein Knorpel, welcher durchaus nicht mit dem hyalinen identisch ist, sondern sich durch seine ungemeine Imbibitionsfähigkeit gegenüber färbenden Substanzen (Karmin, Hämatoxylinlösungen) von diesem unterscheidet. Ich habe ihn deswegen den Namen Vorknorpel gegeben. Dasselbe Gewebe liegt auf der Oberfläche der wachsenden Bogen, sei es in dünnerer oder dickerer Lage und hier ist es aus dem Perichondrium oder der unter demselben befindlichen chondroblastischen Schicht hervorgegangen.“

Spinax niger. In jedem dieser Fälle sieht man in der unmittelbaren Umgebung des Knorpels das Mesenchymgewebe, aus dem der erstere hier, wie das bei Lophius der Fall war, seinen Ursprung nimmt.

Wenn wir die einzelnen Stadien der Chondrogenese verfolgen wollen, müssen wir hier ebenso wie wir das in dem früher besprochenen Falle gethan haben, vom Mesenchymgewebe ausgehen. Was dieses betrifft, so zeigt es im allgemeinen die bekannte Struktur, wie wir sie schon früher bei Lophius gesehen haben. Es handelt sich da um teils sternförmige teils spindelförmige Zellen, die untereinander mittelst ihrer plasmatischen Fortsätze zu einem Netze verbunden sind. Im Unterschied zu den Verhältnissen bei Lophius finden wir bei beiden der untersuchten Selachierarten, dass das Protoplasma der Mesenchymzellen schon meistens stark zerfasert ist, so, dass sich nur in der unmittelbaren Nähe des Kerns eine unveränderte Partie desselben (aber auch nicht immer deutlich) nachweisen lässt[1]). Die einzelnen Fasern, die wir hier finden, verlaufen auch in den Fortsätzen der Zellen und gehen endlich, da die Fortsätze miteinander überall zusammenhängen, von einer Zelle in die andere über und lassen sich auf diese Weise (nicht so die einzelnen Fibrillen wie eher die ganzen Bündel derselben) im Gewebe auf weite Strecken verfolgen. In den von uns untersuchten ganz jungen Embryonen von Torpedo, an denen wir die allerersten Stadien der Knorpelbildung beobachtet haben[2]), waren diese Faserungen schon ziemlich bedeutend, obzwar da der allgemeine Charakter des

[1]) In dem von uns untersuchten 12 mm langen Embryo von Torpedo waren diese Faserungen noch nicht überall im Mesenchym nachweisbar. Während sie in der Nähe der Chorda und der sich anlegenden Parachordalia deutlicher waren, fand man sie anderswo, z. B. vorne im Kopfe, in der Umgebung des Mundes und der Kiemenspalten, noch nicht. Die Mesenchymzellen sowie ihre Fortsätze bestehen da noch aus reinem Plasma.

[2]) Die Parachordalia, deren Genese wir untersuchten, sind die zuerst sich bildenden Teile des Kopfskeletts.

Mesenchymgewebes noch erhalten war, viel stärker waren sie in den viel älteren Embryonen von Spinax, die uns zur Disposition standen; in diesen letzteren bildeten die Faserungen stellenweise schon dichte Züge, Andeutungen der künftigen Bindegewebszüge. Es ist kein Zweifel, dass der gerade erwähnte Zustand des Mesenchymgewebes bereits eine höhere Ausbildung desselben voraussetzt. Ursprünglich waren doch die Mesenchymzellen vollkommen nackt und rein protoplasmatisch und sie glichen vollkommen denen, wie wir sie z. B. in der Brustflosse des Lophius gesehen haben. Die faserförmigen Bildungen haben sich in ihrem Inneren erst später ausgebildet und haben dieselben keine andere Bedeutung als diejenige der ersten Andeutungen der kollagen Bindegewebsfasern[1]). Es ist nun charakteristisch, dass bei beiden der von uns untersuchten Selachier der Knorpel sich eigentlich schon aus jungem Bindegewebe oder einer direkten Vorstufe desselben bildet, während derselbe bei Lophius (durch Vermittelung des Vorknorpels) aus reinem Mesenchym seinen Ursprung nahm[2]).

Die faserförmigen Differenziationen der Körper der Mesenchymzellen sowie deren Fortsätze lassen sich mit Säurefuchsin und anderen sauren Farbstoffen intensiv färben, etwas weniger stark färben sich die Zellkörper selbst. Ausser den grossen, die erwähnten Faserungen enthaltenden und deshalb leicht bemerkbaren Fortsätzen der Zellen, die sich auch mannigfaltig verzweigen können, bemerken wir zwischen den Zellen noch feinere mit ihnen zusammenhängende Fädchen, die ein feines intercellulares Netz bilden und deren Wesen auf den ersten Blick ziemlich rätselhaft erscheinen kann. Wie wir davon vollkommen überzeugt sind, haben wir in ihnen nur feinere Fort-

[1]) Für fertige kollagene Fibrillen kann man sie noch nicht halten.

[2]) Unter dem Namen Mesenchymgewebe dürfen doch, streng genommen, nur die allerersten Entwickelungsstufen vor dem Auftreten der Bindegewebsfasern verstanden werden.

sätze der Zellen und weitere Zersplitterungen von solchen vor uns. Sie sind ebenso protoplasmatisch wie die dickeren Fortsätze. Wenn wir die Sache auf eine solche Weise auffassen, so müssen wir in dem uns vorliegenden Gewebe ein reiches protoplasmatisches Netz erblicken, dessen Maschen teils von dickeren teils von dünneren Fortsätzen der Zellen oder sogar ganz feinen Fädchen gebildet werden. Dass alle diese Bildungen, die wir an unseren Präparaten zu sehen bekommen, zu einander gehören, kann man aus den vielfachen Übergängen zwischen ihnen schliessen; die dicken Fortsätze oder die Zellkörper selbst lösen sich stellenweise in eine Masse solcher feinen Fortsätze, wie wir sie eben erwähnt haben, ausserdem kann man beobachten, dass die Faserungen nicht ausschliesslich an die dicken deutlich bemerkbaren Fortsätze beschränkt sind, sondern dass sie auch in den feinen Fortsätzen verlaufen können. Es lässt sich nicht denken, dass die feinen Netze dieser Fasern, wie sie auf unserer Fig. 5 dargestellt sind, ganz ausserhalb vom Protoplasma nur so einfach in den Intercellularlücken eingelagert wären.

Zwischen den gerade beschriebenen Zellen und deren dichte Netze bildenden Fortsätzen giebt es zu dieser Zeit noch keine festere Substanz. Die zwischen den Zellen sich befindenden Intercellularlücken waren während des Lebens von einer eiweisshaltigen Flüssigkeit ausgefüllt, die nur geringe Spuren hinterlassen hat. Die Koagulate derselben haben sich bei der Fixierung meistens an die Fortsätze der Zellen angeklebt und vermehren deren Dicke, teils liegen sie frei in den Lücken. Dass die feinen Netze, die zwischen den Zellen vorkommen und die wir eben für protoplasmatisch erklärt haben, nicht vielleicht ebenfalls den Wert von Koagulationen der intercellularen Flüssigkeit haben könnten, ist, wie wir glauben, in Anbetracht der obenerwähnten Übergänge zwischen den einzelnen Arten der Fädchen und den Zellkörpern ausgeschlossen, auch müssten da, wenn das

Netz nur eine koagulierte Flüssigkeit vorstellen würde, gewisse Unterschiede in der Färbbarkeit dieser Fädchen und der wirklichen plasmatischen Fortsätze der Zellen vorhanden sein und solche bemerken wir nicht. Eine Grundsubstanz im wahren Sinne des Wortes kommt also in dem Gewebe, das wir da beschrieben haben, ebensowenig wie in dem früher von uns beschriebenen Mesenchymgewebe des Lophius vor[1]).

Zur Untersuchung der feineren Verhältnisse des Mesenchymgewebes (in unseren Fällen eigentlich schon des angehenden Bindegewebes) haben sich am besten jene Präparate bewährt, die mit Säurefuchsin und Bleu de Lyon (teilweise auch mit Erythrosin) gefärbt wurden.

Wenn man an so gefärbten Präparaten die Stellen betrachtet, wo das Mesenchymgewebe in Knorpel übergeht, so findet man im ersteren so wie die Körper der Zellen und die dickeren Fortsätze, auch die feinsten Zersplitterungen derselben gefärbt und das ganze Gewebe hat da so ein Aussehen, als ob es sich da um ein allgemein verbreitetes Netz handeln würde, in dessen Knoten die einzelnen Kerne nur eingelagert sind. Da sich die Grundsubstanz des jungen Knorpels mit den eben genannten Farbstoffen nicht färbt, so sehen wir, wenn wir bei dem Studium der Präparate zu jener Stelle kommen, wo der Knorpel anfängt, dass auf einmal das ganze Netz der feinen Fortsätze verschwindet und die einzelnen Zellen liegen jetzt auf einmal scheinbar von einander isoliert; nur stellenweise erhalten sich noch einzelne Fortsätze und die Zellen können mittelst dieser hie und da noch weiter untereinander verbunden werden. Die Benützung von

1) Trotzdem wollen wir nicht behaupten, dass alles das, was man in den Präparaten sieht, den wirklichen Verhältnissen entsprechen müsste. Wenn also in Einzelheiten die Fixation gewiss nicht geringe Veränderungen verursacht hat, ist es doch nicht möglich durch sie allein das Entstehen der intercellularen Netze zu erklären.

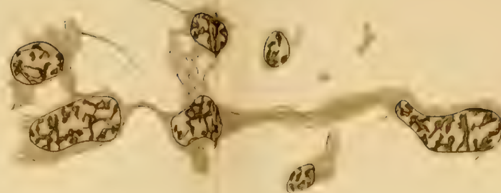
Farbstoffen, die die Knorpelgrundsubstanz färben, also auf der ersten Stelle des Hämalauns, des Hämatoxylins nach Delafield, von Gentianaviolett etc. lässt die erstere überall dort erscheinen, wo sie vorhanden ist und es scheint auf den ersten Blick, als ob sie einfach in den Intercellularlücken abgelagert wäre. Sie füllt in der That den ganzen Raum zwischen den einzelnen Zellkörpern aus und man könnte sie sehr leicht für eine ausgeschiedene Substanz halten, wenn man die gleich zu besprechenden feineren Verhältnisse nicht beachten würde[1]).

Da das Knorpelgewebe an den uns hier interessierenden Stellen mit jungem Bindegewebe durch allmähliche Übergänge verbunden ist, lässt sich die Entwickelungsgeschichte desselben an solchen ziemlich leicht studieren. Wenn man auch den Umstand nicht beachten würde, dass in dem einen der von uns untersuchten Fälle (Torpedo, Taf. V, Fig. 6) der Knorpel, den wir in dieser Beziehung untersuchten, wirklich gerade in der Entstehung begriffen ist, so kann man auch in anderen Fällen nach den Übergangsstellen mit einer gewissen Sicherheit auf die erste Anlage des Knorpelgewebes bei Selachiern schliessen. Es ist da keine Ursache anzunehmen, dass bei den Selachiern die Übergänge vom Knorpel zu einem chondrogenetischen Gewebe nicht jenen Wert haben sollten, wie wir das bei der Gelegenheit unserer Untersuchungen an Lophius hervorgehoben haben.

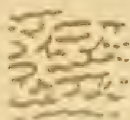
Wir wählen zu unseren Untersuchungen Präparate, die gleichzeitig mit den Farbstoffen der ersten wie jenen der zweiten Reihe, den sauren, wie den basischen, gefärbt wurden, an denen also sowohl das Bindegewebe wie die Knorpelgrundsubstanz

1) Ebenfalls könnte man meinen, dass sie durch allmähliche Verdichtung der die Intercellularlücken des Mesenchyms und des jungen Bindegewebes ausfüllenden eiweisshaltigen Flüssigkeit entsteht; auch dies wäre vollkommen verfehlt.



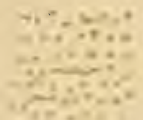
















Verlag v. J. F. Bergmann, Wiesbaden.

gefärbt erscheinen. Die Bilder, die sich uns hier darstellen sind etwa die folgenden:[1])

Es ist auf den ersten Blick sehr deutlich erkennbar, dass die zerfaserten Fortsätze der Bindegewebszellen nicht so mit den eigentlichen Knorpelzellen als gerade mit der Grundsubstanz des Knorpelgewebes zusammenhängen. Die jungen Bindegewebsfasern verlieren sich auf der Oberfläche des Knorpels in der Grundsubstanz, die ebenfalls eine, doch etwas feinere Faserung aufweist. Wenn man die beiden in Betracht kommenden Gewebe miteinander vergleicht, so hat das junge Knorpelgewebe mit dem ersten, dem Mesenchymgewebe, verglichen, das Aussehen eines Syncytium, es scheint als ob da auf einmal die einzelnen Bindegewebs- (oder Mesenchym-)Zellen miteinander verschmelzen würden. Erst nachdem man seine Aufmerksamkeit den ganz kleinen, oft nur an die unmittelbare Umgebung der Kerne beschränkten Partien einer feineren granulären Plasmaart zuwendet, sieht man, dass es sich da um kein gewöhnliches Syncytium (Symplast) handeln kann, und wenn man das Knorpelgewebe noch etwas weiter vom Rande untersucht, so sieht man, dass es schon vollkommen das normale Aussehen hat; es kommen da kleine Knorpelzellen vor, zwischen denen breite Grundsubstanzschichten eingelagert sind.

Wenn man alle die gerade erwähnten Umstände erwägt und einsieht, dass da von einer Bildung der Grundsubstanz durch Ausscheidung oder durch Umbildung einer in den Intercellularlücken vorhandenen Substanz keine Rede sein kann, und dass der Knorpel auch nicht durch dichtes Aneinanderlegen der Zellen, wie wir das bei Lophius gesehen haben, entsteht, so muss man etwa folgende Erklärung des ganzen Prozesses, durch den

[1]) Die betreffenden Angaben gelten in erster Reihe für Spinax, doch begegnet man sich bei Torpedo und Pristiurus im ganzen mit denselben Verhältnissen.

das Knorpelgewebe aus jungem Bindegewebe gebildet wird, annehmen: Die ziemlich weit voneinander liegenden und durch verhältnismässig dünne Brücken untereinander verbundenen Zellen vergrössern sich am Anfange des Prozesses; das feine intercellulare Netz, auf dessen Vorhandensein wir oben aufmerksam gemacht haben, wird dabei immer dichter, und es fliessen dabei dessen einzelne Fädchen untereinander sowie mit den Körpern der einzelnen Zellen sozusagen zusammen. Die Lücken zwischen den Zellen verschwinden gleichzeitig, so dass dadurch eigentlich eine Art von Syncytium zu stande kommen muss, das die erste Anlage des Knorpelgewebes vorstellt. Die im jungen Bindegewebe sich befindenden feinen Faserungen werden in dem erwähnten Syncytium eingeschlossen und liegen, da sie sich unterdessen noch vermehrt haben, sehr dicht aneinander und bedingen die eigentümliche Struktur der Grundsubstanz des jungen Knorpels (Taf. XXXV/VI, Fig. 6), die man sich nicht so ohne weiteres als durch Fixation hervorgerufen vorstellen kann. Nun ist dieses Syncytium doch nicht vollkommen einheitlich. Gleichzeitig als die Zellen miteinander zu verschmelzen anfangen, differenzieren sich die dem Kern nächsten Partien als ein Endoplasma schärfer vom übrigen Protoplasma; diese Partien sind es eben, die uns die eigentlichen künftigen Knorpelzellen vorstellen; solche haben demnach nur den Wert von Endoplasmazellen. Alles übrige, was wir jetzt zwischen den Zellen als Grundsubstanz des Gewebes sehen können, die ganze, die feinen Faserungen enthaltende Masse hat die Bedeutung eines Exoplasma.

Das, was am meisten für die Glaubwürdigkeit der Erklärung, die wir hier gegeben haben, spricht, ist das Faktum, dass man überall gleichmässige Übergänge zwischen den Fortsätzen der Bindegewebezellen und der Knorpelgrundsubstanz, weiter zwischen den sich bildenden Knorpelzellen und der Grundsubstanz sehen kann. Etwas befremdend erscheint jedenfalls der Umstand,

dass in einigen Knorpeln die Endoplasmazellen, die sonst in der Regel klein und kugelförmig sind, Fortsätze besitzen und in allem die Gestalt der ehemaligen Bindegewebezellen behalten (vergl. Taf. XXXIX/XL, Fig. 16); man kann sogar Verbindungen zwischen ihnen entdecken, die ganz so aussehen wie diejenigen zwischen Mesenchymzellen (z. B. in der Ohrkapsel von Spinax!). Man kann sich die Sache nicht anders erklären, als dass sich da wirklich vom Anfang an die ganze Gestalt der ehemaligen Mesenchymzelle erhalten hat, nur dass das an der Oberfläche der Mesenchymzellen sich befindende ursprünglich unbedeutende Exoplasma durch sein bedeutendes Wachstum, oder um dies besser zu charakterisieren, durch seine Aufquellung und indem es überall mit dem der Nachbarzellen zusammenfliesst, die spätere Grundsubstanz des Knorpelgewebes bildet[1]).

Der ganze Prozess, dessen morphologische Seite wir eben geschildert haben, wird auch durch chemische Veränderungen begleitet. Gleichzeitig als das Bindegewebe zu einem Syncytium zusammenfliesst, wird in dem Exoplasma überall eine gewisse Substanz ausgeschieden, die die Reaktion desselben auf einmal ändert; es ist das vielleicht dieselbe, die sich auch an dem Aufquellen des Exoplasmas beteiligt. Die Bindegewebszellen und deren Faserungen waren stark acidophil, das Exoplasma (Grundsubstanz) des jungen Knorpelgewebes und seine Faserungen sind basophil. Dass die da ausgeschiedene Grundsubstanz nicht mit derjenigen identisch ist, die im fertigen Knorpel vorkommt, lässt sich deutlich erkennen; man kann da von einer Maskierung der Strukturelemente der Grundsubstanz, wie sie anderswo mit der Verknorpelung verbunden zu sein pflegt, anfänglich noch nicht reden. In jedem Falle gehört die so entstandene Grundsub-

---

1) Direkte Beweise für die Richtigkeit einer solchen Erklärung der betreffenden abnormalen Verhältnisse zu geben ist nicht so leicht möglich, und doch scheint derzeit uns keine andere Erklärung möglich zu sein.

stanz in die nächste Nähe der wirklichen hyalinen Knorpelgrundsubstanzen, und man kann sie ähnlich wie wir das bei der Schilderung der Chondrogenese von Lophius gethan haben als eine Art von „protochondraler Grundsubstanz“ bezeichnen.

Diese protochondrale Grundsubstanz ändert sich in der späteren Zeit in einem einigermassen älteren Knorpel in die definitive Knorpelgrundsubstanz. Einige Angaben über diesen Prozess hat bereits Hasse (1879) geliefert. Nach diesem Autor würde sich die protochondrale Substanz[1]) zuerst in der unmittelbaren Umgebung der Zellen, später auch weiter von ihnen zu der bleibenden hyalinen Grundsubstanz umbilden. Es handelt sich dabei ohne Zweifel wieder um Einlagerung neuer Bestandteile in die einmal schon bestehende Grundsubstanz und um Verdichtung derselben. Von der protochondralen Grundsubstanz bleiben nach Hasse zuletzt nur dünne Scheidewände, die die einzelnen Territorien der hyalinen Grundsubstanz voneinander trennen. Auf diese späteren Veränderungen, mit denen wir uns auch nicht speziell beschäftigt haben, werden wir in der vorliegenden Arbeit schon nicht mehr eingehen.

Die Art und Weise, auf die bei Selachiern die Knorpelgrundsubstanz gebildet wird, stimmt, wie wir das in den vorangehenden Abschnitten gezeigt haben, mit der der übrigen Wirbeltiere darin überein, dass auch hier die Knorpelgrundsubstanz den Wert eines umgewandelten Protoplasmas, eines Exoplasma hat. In Einzelheiten kommen da jedenfalls ziemlich wichtige Unterschiede vor, solche lassen sich jedoch alle leicht erklären. Bei der Chondrogenese der Selachier kommt, was das auffallendste ist, kein Vorknorpelstadium vor, dagegen bildet sich hier aber das Knorpelgewebe auch nicht aus dem ganz primitiven, sondern schon aus einem etwas weiter in seiner Entwickelung fortgeschritteneren Mesenchymgewebe, das meistens schon, da in ihm zahlreiche

[1]) Hasse selbst bezeichnet sie als eine „prochondrale“ Substanz.

Faserungen aufgetreten sind, den Wert eines jungen Bindegewebes hat. Dieses acidophile Faserungen enthaltende Gewebe tritt da an die Stelle des acidophile[1]) Scheidewände besitzenden Vorknorpels. Die Unterschiede, die zwischen beiden Gewebearten bestehen, sind etwa die, dass der Vorknorpel bereits keine Intercellularlücken, sondern nur einheitliche Exoplasmen hat, während im Bindegewebe der Selachier die Zellen noch weiter voneinander liegen und jede von ihnen ihr eigenes Exoplasma besitzt. Bei den Selachiern bildet sich eine Knorpelgrundsubstanz aus acidophilen (oder acidophile Faserungen enthaltenden) verschmelzenden Exoplasmen, anderswo schon aus einer einheitlichen acidophilen Grundsubstanz. Grösser scheinen die Unterschiede zu sein, wenn man auf die Menge der gebildeten Grundsubstanz und den dadurch bedingten Habitus der Gewebe sieht. Bei Lophius z. B. sahen wir, dass die Grundsubstanz in äusserst geringer Menge auftritt und dass die Intercellularscheidewände ganz dünn sind, der neugebildete Knorpel hat den Habitus eines Zellen- oder Parenchymknorpels, hier bei Selachiern treten auf einmal durch Aufquellung der Exoplasmen grosse Mengen der Grundsubstanz auf und das Gewebe hat von Anfang an den allgemeinen Habitus eines Hyalinknorpels. Diese Unterschiede, obzwar auf den ersten Blick sehr auffallend, sind trotzdem doch nur nebensächlich.

II. Der Vorknorpel (das vesikulöse Stützgewebe nach Schaffer) und seine Modifikationen.

Im vorangehenden Kapitel dieser Arbeit, bei der Schilderung der Chondrogenese, haben wir ein bestimmtes Stadium dieses Prozesses unterschieden, das wir mit dem Namen „Vorknorpel" bezeichneten. Es handelte sich da um grosse dicht aneinander

1) und, vielleicht, ebenfalls kollagen Fasern enthaltenden (?)

anliegende und nur durch ganz dünne acidophile Scheidewände voneinander getrennte Zellen. Ein Gewebe, das auf ganz dieselbe Weise, wie wir das an diesem Übergangsgewebe bemerken konnten, gebaut ist [1]), kommt auch unter den bleibenden Geweben des Tierkörpers vor, wir bezeichnen es ebenfalls mit dem Namen „Vorknorpel" oder „Vorknorpelgewebe" und wollen in diesem Kapitel auf seine einzelnen Eigenschaften näher eingehen. Es ist das dasjenige Gewebe, das zu verschiedenen Zeiten unter dem Namen „Pseudoknorpel" (Stadelmann 1878), Knorpel ohne Grundsubstanz (p. pte.; Koelliker), „Tissu fibrohyalin" (Renaut 1893) und neuestens (Schaffer 1897) als „vesikulöses Stützgewebe" beschrieben wurde. Wenn wir zu seiner Benennung denselben Namen wie für jenes Übergangsstadium anwenden, so geschieht dies deshalb, dass zwischen den beiden Gewebsformen der transitorischen und der bleibenden auch gewisse nähere Beziehungen und nicht bloss eine äussere Ähnlichkeit bestehen. Die Ähnlichkeit beider Gewebe ist nicht zufällig, denn wie wir das weiter unten näher nachweisen werden, steht das bleibende Vorknorpelgewebe zum Knorpel wirklich in einem ähnlichen Verhältnisse wie das transitorische. Während dieses eine ontogenetische Vorstufe des Knorpels vorstellt, könnte man bei dem bleibenden Vorknorpel, wenn dies nicht zu gewagt wäre, von einer phylogenetischen sprechen [2]).

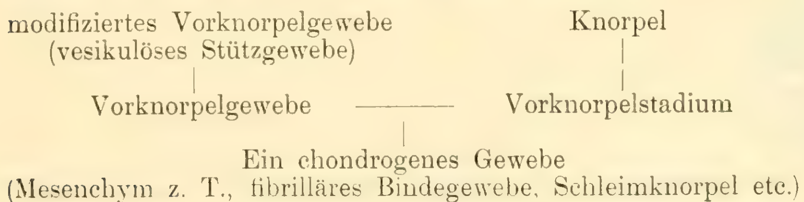
---

1) Vergleiche unsere Abbildungen: Taf. II, Fig. 8—12.

2) Wir haben schon vor längerer Zeit in einer über Histologie und Histogenese des Knorpels handelnden Arbeit (1897) zuerst den Versuch gemacht, den früher hauptsächlich nur für Benennung histogenetischer Entwickelungstadien gebildeten Namen „Vorknorpel" auch für bestimmte bleibende Gewebe anzuwenden und haben schon damals angedeutet, wie wir uns etwa das gegenseitige Verhalten beider mit demselben Namen bezeichneten Gewebearten vorstellen. Um dies zu zeigen, citieren wir da einen Passus aus der erwähnten Arbeit: „. . . . . . Jenes Gewebe, das uns einen umgewandelten, etwa wie in der Entwickelung zum wirklichen Knorpel aufgehaltenen Schleimknorpel vorstellt, das zu den Geweben des entwickelten Cyklostomen gerechnet werden muss, werden wir mit einem schon anderswo gebrauchten Namen „Vorknorpel" bezeichnen." Schon damals haben wir also hiermit sagen wollen, dass das von uns unter dem Namen Vorknorpel verstandene Gewebe als ein lebenslang sich erhaltendes

Um die Verhältnisse der mit demselben Namen bezeichneten Gewebe zu einander näher zu präzisieren, können wir da angeben, dass es sich da eigentlich um ein und dasselbe Gewebe handelt, einmal tritt es nur schnell vorübergehend bei der Chondrogenese auf, ein anderes Mal wieder bleibt es etwas länger, in vielen Fällen sogar auch lebenslang erhalten. Durch das Auftreten von Bindegewebefasern zwischen den Zellen, die zu einer Festigung des Gewebes dienen, kann das Gewebe im letzteren Falle mehr oder weniger modifiziert werden, ohne deshalb die charakteristischen Eigenschaften zu verlieren. Immer bemerken wir, dass ein bleibendes Vorknorpelgewebe aus denselben Geweben seinen Ursprung nehmen kann, aus denen unter anderen Umständen sich ein Knorpel entwickelt, und auch im bleibenden Vorknorpelgewebe können wir in sehr vielen Fällen noch immer die Tendenz der einzelnen Zellen sich in Knorpelzellen umzuwandeln bemerken.

Die gegenseitigen Verhältnisse der hier erwähnten Gewebe können wir etwa auf die folgende Weise darstellen:



Dem Vorknorpelgewebe kommt weiter unter den Geweben des Tierkörpers dieselbe Aufgabe zu wie dem Knorpel selbst; es ist das ein Stützgewebe im wahren Sinne des Wortes, das Skelettteile zu bauen fähig ist.

Stadium der Chondrogenese aufzufassen ist (l. c. S. 637). Noch deutlicher haben wir dies in einer späteren Arbeit (1898) ausgesprochen: „Bei Cyklostomen sehen wir, dass sich solche aus dicht aneinander grenzenden Zellen gebildeten Gewebe, die sonst bei der Knorpelbildung ein Übergangsstadium darstellen, dauernd erhalten, wobei sie sich in vielen Fällen weiter differenzieren können. Hierher gehört der von mir so bezeichnete Vorknorpel und das axiale Bindegewebe der Cyklostomen." (l. c. S. 459.) Die Kenntnis der eben citierten Arbeiten, sowie der Arbeiten Schaffers setzen wir hier übrigens voraus.

Bevor wir auf die nähere Beschreibung des uns hier interessierenden Gewebes eingehen, sollen einige Angaben über die Verbreitung desselben unter den den Wirbeltierkörper zusammensetzenden Geweben vorausgesendet werden.

Über den transitorischen Vorknorpel oder das Vorknorpelstadium der Chondrogenese, wie wir es nennen werden, brauchen wir da nicht viele Worte zu verlieren, mit einem solchen begegnet man sich, soweit wir beurteilen können, fast immer bei der Bildung eines Knorpels, und zwar nicht nur bei der Knorpelbildung in der embryonalen Zeit, sondern meistens auch da, wo sich ein Knorpel aus einem auch schon in einer anderen Richtung differenzierten Gewebe bildet. Bei den in dieser Beziehung genügend untersuchten Cyklostomen kann man sich davon leicht überzeugen. Eine Ausnahme bilden die Selachier, bei welchen, wie wir darauf oben aufmerksam gemacht haben, dieses Stadium übergangen wird.

Was das eigentliche bleibende Vorknorpelgewebe betrifft, so sind da zuerst einige bei Evertebraten vorkommende „knorpelähnliche" Gewebe, in erster Reihe diejenigen, die im Schlundkopf der Mollusken sich befinden, zu nennen. Schon Leydig (1885, Zelle und Gewebe) hat den „Schlundkopfknorpel" von Ancylus und Lymnaeus beschrieben und abgebildet. Renaut bezeichnet in seinem „Traité d'Histologie pratique" (1893 I, S. 336) das betreffende Gewebe als „Tissu fibrohyalin". Loisel (1893) verdanken wir aus der neueren Zeit eine ausführliche Beschreibung desselben. Nach seinen Befunden sollen zwischen den an Vorknorpelzellen erinnernden grossen klaren Zellen glatte Muskelfasern eingelagert sein. Wiewohl es sich also wegen dieser seiner Eigenschaften von einem Vorknorpel entfernen würde, muss man es doch wenigstens als einem solchen verwandt auffassen. Unter anderem spricht der Umstand dafür, dass an der Stelle dieses Gewebes in gewissen Fällen, nach Loisel bei Buccinum, ein wirklicher Knorpel vorhanden ist. Da wir uns selbst mit den Verhältnissen bei den

Evertebraten nicht beschäftigt haben, beschränken wir uns auf diese wenigen der Litteratur entnommenen Angaben und wenden unsere Aufmerksamkeit eher den Verhältnissen bei den Vertebraten zu.

Bei Vertebraten kommt, soweit uns bisher bekannt ist, ein bleibender Vorknorpel nur bei den Vertretern der niedrigeren Gruppen derselben vor, und es sind hier in erster Reihe die Cyklostomen und die Teleostier zu nennen. Nur in einem einzigen Falle, soweit wenigstens bisher bekannt ist, kommt ein solches Gewebe auch bei Amphibien vor. Gerade das Vorknorpelgewebe der Amphibien ist das am längsten bekannte; es galt bis vor nicht zu langer Zeit als der einzige Repräsentant dieser Gewebsart bei Vertebraten. Er wurde schon mehrmals in der Litteratur beschrieben und besprochen. Aus diesem Grunde eben wollen wir ihm da auf der ersten Stelle unsere Aufmerksamkeit widmen.

Es handelt sich um den bekannten „Sesamschen Knorpel" der Achillessehne der Frösche, der zuerst von Lehmann (1864) beschrieben wurde und der in der darauf folgenden Zeit mehrmals verschiedenen Forschern zum Objekt detaillierter histologischer Untersuchungen gedient hat. Die ausführlichste über denselben handelnde ältere Arbeit ist diejenige von Stadelmann (1878). Von einzelnen Forschern wurde dieses Gewebe entweder direkt für einen Knorpel gehalten (so von Lehmann), oder mit dem Namen „Pseudoknorpel" bezeichnet (so von Stadelmann 1878) oder endlich sogar für ein umgewandeltes Sehnengewebe gehalten (so von Renaut 1872). Renaut hat in der neueren Zeit in seinem „Traité d'histologie pratique" (T. I. 1893) dieses Gewebe zusammen mit einigen anderen Geweben, dem Vorknorpel der Mollusken, dem perispinalen Bindegewebe von Petromyzon und dem intravaginalen Bindegewebe der peripheren Nerven einiger Säugetiere in eine besondere selbständige Gewebegruppe, die er als „Tissu fibrohyalin" bezeichnet, eingereiht.

Wir selbst haben diese Gewebe hauptsächlich bei ganz jungen, eben umgewandelten Fröschen (Rana) untersucht, haben jedoch nichts zu verzeichnen, was wir mit Rücksicht auf dasselbe zu den älteren Beschreibungen seiner Struktur hinzufügen können (Taf. XXXVII/VIII, Fig. 8). Wie wir uns davon überzeugen konnten, entsteht es nicht durch Umwandlung der fertigen Sehne, wie das früher angenommen wurde, sondern ganz unabhängig von dieser. Anderswo im Amphibienkörper kommt der Vorknorpel nicht vor.

Bei Cyklostomen sind die hierher gehörenden Gewebe keine besondere Seltenheit. So kommen bei Myxine im Anschluss an die einzelnen knorpeligen Skelettstücke kleinere Partien des Vorknorpelgewebes vor. In erster Reihe muss hier der sog. „Kiemenbeinkiel" der Myxine erwähnt werden, der ganz aus einem hoch differenzierten Vorknorpel besteht. Eine nähere Beschreibung desselben haben wir seinerzeit in unserer Arbeit über die Histologie und Histogenese des Cyklostomenknorpels gegeben (1897, S. 638). Das Gewebe war eigentlich schon früher einigen Autoren bekannt, so finden wir einige Bemerkungen über das Vorhandensein eines solchen schon in den älteren Arbeiten von Parker[1]) und hauptsächlich von Schaffer (1896). Schaffer erwähnt auch einen Vorknorpel aus der Sehne des Retractor linguae von Myxine (1897). In jener unserer Arbeiten, die wir früher genannt haben (1897), machten wir auch auf das Vorhandensein eines Vorknorpels bei Petromyzon, von dem er früher nicht bekannt war, aufmerksam (l. c. S. 637). Auch hier tritt dieses Gewebe im Anschluss an einzelne Knorpel des Kopfskeletts hauptsächlich solcher, die in Bildung begriffen sind, auf. Grössere Partien desselben findet man an vorderen Rändern der sog. Lippenknorpel, hauptsächlich aber in der Zunge von Petromyzon, deren Unterlage es bildet.

Die von uns gerade angeführten Fälle wären alle, die bisher in der histologischen Litteratur eine Erwähnung fanden, und

[1]) 1883 Transact. roy. soc. London Vol. 174 Pt. II.

man könnte daraus schliessen, dass dieses Gewebe eigentlich zu den grössten Seltenheiten gehört. Wie wir uns seit der Zeit davon überzeugen konnten, ist dies nicht der Fall. Das Gewebe, um welches es sich uns handelt, hat unter den den Wirbeltierkörper zusammensetzenden Geweben eine viel grössere Verbreitung als man sich bisher denken konnte. Hauptsächlich sind es die Teleostier, bei denen es am reichlichsten, entweder in der einfachsten Form oder in verschiedenen Modifikationen, zum Teil im Anschluss an das knorpelige, teilweise auch an das knöcherne Skelett oder selbständig vorkommt.

Von den Teleostierformen, bei denen wir das Vorknorpelgewebe zu untersuchen die Gelegenheit hatten, sollen an dieser Stelle Cobitis fossilis und barbatula, Carassius auratus, Lebias sp., Perca fluviatilis und ältere Larven von Lophius genannt werden. Bei allen den hier genannten Formen fanden wir dieses Gewebe entweder im Anschluss an das Kopfskelett oder in der Form selbständiger Skelettstücke. Bei Larven von Lophius auch im Anschluss an die Knorpel der Brustflossen. Bei denselben sowie bei Larven von Anguilla (sog. Montée) und bei Lebias endlich auch in der Schwanzflosse[1]).

Keinen Vorknorpel haben wir im Kopfe von Cepola rubescens, Arnoglossus lanterna, Esox lucius, Ophidium barbatum, Hippocampus und Syngnathus gefunden. Die ersteren der genannten Formen haben wir allenfalls nur an älteren Exemplaren untersucht, an denen das Gewebe schon verschwunden oder umgewandelt sein konnte, doch von den beiden letzten standen uns auch Schnittserien durch ganze Köpfe jugendlicher Exemplare zur Disposition und doch wurde an ihnen keine Spuren von Vorknorpel gefunden. In der Schwanzflosse fehlt ein Vorknorpelgewebe, ganz sicher z. B. bei Belone oder bei Carassius auratus.

---

1) Die Schwanzflossen von Cobitis und Perca wurden von uns in dieser Beziehung nicht genügend untersucht und wir können nicht sagen, ob in denselben doch eine Partie des Vorknorpels nicht vorhanden ist.

Wenn auch die Zahl der von uns auf das Vorkommen eines Vorknorpelgewebes untersuchten Teleostier eine verhältnismässig kleine ist und wenn auch bei diesen sich die Untersuchung nicht in einem jeden Falle auf alle Partien des Körpers bezogen hat, so geht schon aus dem, was wir bisher gefunden deutlich hervor, dass der Vorknorpel unter den verschiedenen das Skelett der Teleostier zusammensetzenden Geweben keine Seltenheit ist, wenn er auch, wie es ebenfalls mit Sicherheit festgestellt wurde, in gewissen Fällen vollkommen fehlen kann. Es geht aus der Untersuchung der angeführten Formen weiter hervor, dass dieses Gewebe in gewissen Fällen nur vorübergehend in der Jugendzeit vorhanden ist und sich erst später in ein anderes Gewebe verändert. Ein Beispiel dazu stellt uns Lophius dar; denn bei nur etwas ausgewachsenen Tieren findet man bei ihm nirgends im Körper schon eine Spur dieses Gewebes mehr und doch ist dasselbe in seinem Körper, wie gesagt wurde, in der larvalen Zeit an vielen Stellen vorhanden [1]). Anderswo erhält sich ein Vorknorpelgewebe zeitlebens, wenn auch später seine Struktur einige Modifikationen erfährt. Ein Beispiel dazu stellt z. B. der Vorknorpel der Schwanzflosse vom Aale. Sowohl bei der Larve (Montée), wie bei vollkommen erwachsenen Exemplaren (hier jedenfalls sehr stark modifiziert) lässt er sich an der angegebenen Körperpartie vorfinden. An der letzten Stelle können wir endlich noch solche Fälle erwähnen, in denen sich ein Vorknorpel erst in später Lebensperiode aus einem primitiveren locker gebauten Bindegewebe entwickelt. Einen solchen Fall finden wir bei Cobitis. Der Vorknorpel, der bei erwachsenen Exemplaren seitlich vom Geruchsorgan sich befindet und zum Schutze desselben dient, existiert bei jungen Exemplaren nicht

1) Neuestens ist es uns doch in einem ganz jungen etwa 1 dcm langen Exemplare von Lophius Partien des Vorknorpels im Anschluss an das Kopfskelett nachzuweisen, gelungen. (Bemerkung bei der Korrektur!)

und eine etwa an das Schleimgewebe erinnernde Gewebsart nimmt die betreffende Stelle ein; er bildet sich erst nachträglich in einer späteren Lebenszeit.

Über die topographische Verbreitung dieses Gewebes in dem Kopfskelette bei den einzelnen der genannten Formen und darüber, wie es sich an den einzelnen Stellen verhält, geben wir an dieser Stelle nur wenige Angaben und beschränken uns dabei auf das notwendigste. Hier, wo es sich ausschliesslich um die histologischen Verhältnisse dieses Gewebes handelt, können wir übrigens solche speziellen Angaben leicht entbehren. Die betreffenden Verhältnisse würden eine weitere Bearbeitung verdienen, bei der es sich auch empfehlen würde eine grössere Reihe von Formen zu berücksichtigen als uns das möglich war. Für denjenigen, der unsere Angaben kontrollieren wollte, wollen wir an dieser Stelle nur noch einige Bemerkungen über die Methode unserer Untersuchungen beifügen. Es wurden nach Paraffin- oder bei etwas grösseren Formen auch nach Celloidineinbettung, lückenlose Serien durch die ganzen Köpfe der betreffenden Tiere angefertigt, und an diesen wurden jetzt diejenigen Stellen, wo ein Vorknorpel vorkommt, ausgesucht. Nachdem wir über die Lage des Vorknorpels einigermassen orientiert waren, haben wir uns in einzelnen Fällen die betreffenden Partien der Köpfe ausgeschnitten und in feinere Schnitte zerlegt; sehr oft war dies nicht einmal notwendig, da die ersteren Schnitte genug dünn und günstig waren. Die Präparate wurden mit Rücksicht auf die Kerne mit Hämalaun oder Eisenhämatoxylin, auf das Bindegewebe nach van Giesson, auf die elastischen Fasern mit Orcein gefärbt.

Im Ganzen haben wir bei unseren Untersuchungen das uns hier interessierende Gewebe nur in den vordersten Partien des Kopfes gefunden, so kommt es bei Cobitis unterhalb der Tentakeln, eine Stütze derselben bildend, vor. Bei Carassius kommt es ebenfalls in der vordersten Partie des Kopfes vor, ebenso bei

Lebias etc. Die eben erwähnten Vorknorpelstücke gehören zu dem „Tentakularapparate“ der Teleostier oder es sind das Reste nach einem solchen[1]). Weiter wurde von uns bei Cobitis, Carassius und Lebias seitlich vom Geruchsorgan (unterhalb der Haut) eine Partie des Vorknorpelgewebes gefunden, es ist das diejenige, die wir bereits oben erwähnt haben. Einzelne dieser Vorknorpel wurden in der früheren Zeit jedenfalls für Knorpel gehalten. Kleinere Vorknorpelpartien kommen auch anderswo im Kopfe immer entweder im Anschlusse an knorpelige Skelettteile, oder auch an knöcherne vor. In diesem letzteren Falle stehen sie immer mit der Osteoblastenschichte in Verbindung und stellen eigentlich eine Verdickung oder Fortsetzung derselben vor. (So z. B. bei Lebias.) Man könnte geneigt sein ein solches Vorknorpelgewebe von dem ersteren als eine besondere Art zu unterscheiden; wenn man jedoch bemerkt, dass manchmal dieselbe Vorknorpelpartie auf der einen Seite in Knorpelgewebe, auf der anderen Seite in eine Osteoblastenschichte übergehen und so auch an einen Knochen sich anschliessen kann, kommt man zu der Erkenntnis, dass es sich da doch um ein und dasselbe Gewebe handeln muss.

Soviel über die im Anschluss an das Kopfskelett vorkommenden Partien des Vorknorpelgewebes; was jetzt die Verhältnisse in der Schwanzflosse betrifft, so kommt hier ein solches in erster Reihe im Anschluss an die knorpeligen Flossenträger vor, eine Verlängerung derselben in kaudaler Richtung oder einen Saum um sie herum bildend, (so bei Lophius und Lebias) oder endlich die Lücken zwischen den einzelnen Knorpelstücken ausfüllend (so bei Montée). Weiter kann ein Vorknorpel zwischen den beiden rinnenförmigen und aneinander sich anlegenden Partien der knöchernen Flossenstrahlen vorkommen und dieselben untereinander verbinden (so beim Aale z. B.). Der Vorknorpel kommt

[1]) Pollard, der die morphologischen Verhältnisse desselben beschreibt Zoolog. Jahrbücher 1895), macht bereits eine Erwähnung unseres Gewebes.

hier auf einer Stelle vor, die bei anderen Tieren (junge Lophii, Carassius) von einer an ein Schleimgewebe erinnernden Gewebeart oder sogar von einem dichteren fibrösen Gewebe (Belone) eingenommen zu werden pflegt und es lässt sich nicht leugnen, dass er hier ausnahmsweise die Rolle eines wirklichen Füllgewebes übernimmt, während er doch anderswo, wie wir dies noch später zeigen werden, immer als ein Skelettgewebe auftritt.

Die Vorknorpel der Teleostier bestehen selten nur aus Zellen und den sie voneinander trennenden Scheidewänden. Man findet eine so einfache Bauweise immer nur stellenweise in den einzelnen Partien dieses Gewebes. Meistens kommen im Vorknorpel der Teleostier ebenso, wie wir das seinerzeit bei Cyklostomen beobachten konnten, reichlich kollagene und elastische Fasern vor, wodurch die Struktur des Gewebes jedenfalls mehr oder weniger stark kompliziert wird.

Ausser bei den im vorangehenden Abschnitte genannten drei Wirbeltiergruppen, den Cyklostomen, Teleostiern und Amphibien kommt, soweit wir uns wenigstens an Präparaten unserer Sammlung überzeugen konnten, das uns hier interessierende Gewebe anderswo nicht vor.

Ob das von Renaut (1893, S. 347) in peripherischen Nerven einiger höheren Wirbeltiere gefundene Füllgewebe, das er zu seinem „Tissu fibrohyalin" rechnet, ebenfalls hierher gehört, können wir nicht entscheiden. Seine Ähnlichkeit mit Vorknorpel kann auch nur oberflächlich sein. So erinnert z. B. auch jenes Gewebe, das das Centralnervensystem von Petromyzon umgiebt, ziemlich auffallend an einen Vorknorpel, nach Renaut wäre das auch ein „Tissu fibrohyalin", und doch kann es, da es nicht die geringsten Beziehungen zum Knorpelgewebe zeigt, nicht zum Vorknorpelgewebe gerechnet werden.

Nachdem wir die wichtigsten Angaben über die Verbreitung des Vorknorpelgewebes bei den Wirbeltieren vorausgesendet haben, wollen wir jetzt die einzelnen Eigenschaften desselben ausführ-

licher besprechen und zwar sollen da in erster Reihe seine Beziehungen zum Knorpelgewebe, die für seine Auffassung die wichtigsten sind, hervorgehoben werden. Überall in den folgenden Zeilen, wo das nicht anders angegeben ist, haben wir die einfacher gebauten Vorknorpel, wie wir sie bei Teleostiern gefunden haben, im Sinne. (Vergl. unsere Taf. XXXVII/VIII, Fig. 8, 9, 11.) Erst am Ende werden wir speziell auf die hoch differenzierten Vorknorpelarten, wie man sie hauptsächlich bei Myxine finden kann, eingehen.

Von dem wirklichen Knorpelgewebe unterscheidet sich ein Vorknorpel, wie das übrigens schon oben angedeutet wurde, in erster Reihe durch die verschiedene Reaktion seiner intercellularen Scheidewände (intercellularen Grenzschichten), die uns die eigentliche Intercellularsubstanz dieses Gewebes vorstellen. Die Scheidewände des Vorknorpelgewebes sind ausgesprochen acidophil, während eine Knorpelgrundsubstanz, wenn man von gewissen, jedoch erst während ihrer späteren Entwickelung zu verzeichnenden Ausnahmen absieht, immer basophil ist[1]). Besonders die zuerst bei der Chondrogenese erscheinende Knorpelgrundsubstanz ist in jedem Falle basophil. Nach Hansen (1899, 900), der zuletzt die histochemischen Verhältnisse des Knorpelgewebes studiert hat, wäre die Basophilie, um die es sich da handelt, durch Vorhandensein von Chondroitinschwefelsäure bedingt und die Grundsubstanz wäre nach seinen Befunden ursprünglich nicht basophil, sondern acidophil und wäre aus feinen dicht liegenden kollagenen Fibrillen zusammengesetzt. Durch die Ausscheidung der oben erwähnten sowie anderer Substanzen werden diese „maskiert" und dadurch unkenntlich gemacht; die Grundsubstanz als Ganzes wird auf diese Weise, wie sich Hansen ausspricht, „hyalinisiert."

---

1) Ausnahmen stellen da manchmal die „gelben" Knorpel der Cyklostomen dar. Schon die erste hier auftretende Substanz scheint acidophil zu sein. (Vergl. unsere Abh. 1897, S. 623.) Trotzdem ist eine Verwechselung da nicht möglich. Das Aussehen einer „gelben" Knorpelgrundsubstanz ist immer ein ganz anderes.

25.



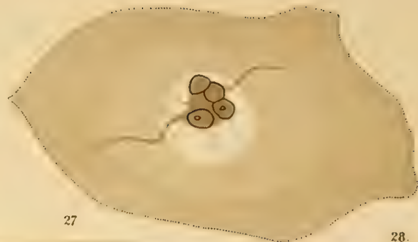
26.



29.



30.



27



28.



31.



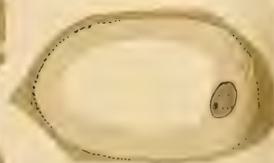
32



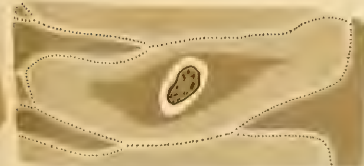
34.



33



35.



36.



Verlag v. J. F. Bergmann, Wiesbaden.

Wenn wir diese Verhältnisse erwägen, so ist die Vermutung sehr nahe, dass es sich im Vorknorpel nur um ein Gewebe handelt, dessen Grundsubstanz entweder schon kollagene Fibrillen enthält, aber noch nicht hyalinisiert ist oder, in den einfachsten Fällen, aus reinem Exoplasma besteht. Wir finden wirklich, dass die Scheidewände einmal vollkommen homogen sind, anderesmal wieder grosse Mengen kollagener Bindegewebsfibrillen enthalten. Wir kommen zu dieser Sache übrigens noch einmal zurück.

Neben der erwähnten Reaktion der Scheidewände ist weiter ihr Lichtbrechungsvermögen ein anderes als das der hyalinen Knorpelgrundsubstanz; dies hängt wieder mit den von uns erwähnten chemischen Veränderungen, die die Grundsubstanz im Knorpel bei der Hyalinisierung erfährt, zusammen.

Unter den charakteristischen Eigenschaften eines Vorknorpels muss weiter die Dünne der Grenzschichten angeführt werden. Auch da, wo sich dieses Gewebe lebenslang erhält, werden diese in der Regel nicht erheblich dicker, während eine Knorpelgrundsubstanz lebenslang gleichmässig zunimmt. Die primitiven Grenzschichten des Vorknorpels sind sehr oft so dünn, dass man nur schwer ihre beiden Konturen erkennen kann. Durch diese seine Eigenschaft lässt sich das Vorknorpelgewebe vom Knorpel, dessen hyaline Grundsubstanz auch in den einfachsten Formen (Zellenknorpel) immer deutlich beide Konturen erscheinen lassen, jederzeit leicht unterscheiden. Nur stellenweise, da, wo zwischen den Vorknorpelzellen grössere Massen von kollagen Fibrillen abgelagert werden, werden jene natürlich dicker. In solchen Fällen lassen sich ebenfalls beide Gewebe ohne weiteres auf den ersten Blick voneinander unterscheiden, und das desto eher, da die Fibrillen selten gleichmässig zwischen den Zellen verteilt sind, in der Regel dagegen in der Form von ganzen Zügen oder Lamellen auftreten. Die gegenseitigen Verhältnisse des Vorknorpels und des Knorpelgewebes lassen sich am besten dort erkennen, wo beide Gewebearten aneinander grenzen, resp. in-

einander übergehen. Diesen werden wir später unten eine besondere Aufmerksamkeit widmen. (Vergl. Taf. XXXVII/VIII, Fig. 9.)

Soviel vorläufig über die Unterschiede in dem Verhalten der Intercellularsubstanzen beider Gewebe. Auch was das Protoplasma der eigentlichen Zellkörper betrifft, lassen sich da bestimmte Unterschiede beobachten. Dasjenige der Vorknorpelzellen ist in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle auffallend dicht; man kann es mit vollem Rechte als homogen bezeichnen (es scheint wenigstens so zu sein). Diese seine Eigenschaft ist schon den ersten Untersuchern desselben aufgefallen und geben diese genaue Schilderungen dieses Verhaltens der Zellen. (Vergl. z. B. Stadelmann, 1878.) Infolge seiner Homogenität kann das Protoplasma der Vorknorpelzellen entschieden viel widerstandsfähiger sein, als es dasjenige der Knorpelzellen ist, dessen Struktur als etwa grob spongiös zu bezeichnen ist, und das davon abgesehen oft Vakuolen oder auch etwas Fett enthält. (Vergl. Taf. XXXVII/VIII, Fig. 9.)

Die Bedeutung dieser Unterschiede lässt sich, wenn man die Rolle, die die Zellkörper in diesen beiden Fällen zu spielen haben, erwägt, leicht erklären. Im Knorpelgewebe ist dasjenige, was dem ganzen Gewebe seine Festigkeit verleiht, die feste Grundsubstanz, und die Zellen treten da vor dieser in den Hintergrund; im Vorknorpel können dagegen die dünnen, weichen Intercellularscheidewände dem Gewebe gegen den von aussen wirkenden Druck keine besondere Festigkeit verleihen, sodass es nur das dichte Protoplasma sein kann, dem diese Rolle zukommt, und dass das Gewebe fähig macht, bei dem Baue von Skelettpartien behülflich zu sein. Dass diese Erklärung der Wirklichkeit entspricht, können wir daraus erkennen, dass in jenen selteneren Fällen, wo ein Vorknorpel nur die Rolle eines Füllgewebes besorgt und wo an dasselbe nicht so hohe Ansprüche gestellt werden, auch wirklich das Protoplasma seiner Zellen lockerer gebaut wird und auch Vakuolen und Fett enthält. Auf einen anderen Unter-

schied machte seinerzeit Ranvier in seiner Histologie (deutsche Aufl., S. 339) aufmerksam: auf Jod reagiert das Protoplasma und die Kerne der Vorknorpelzellen aus der Achillessehne des Frosches auf eine wesentlich verschiedene Weise als dasjenige der Knorpelzellen. In dem letzteren färbt sich das Protoplasma mit Jod intensiv, während es in dem anderen farblos bleibt. Auf diese Sache wurde auch von späteren Forschern mehrmals aufmerksam gemacht.

Über die Genese des Vorknorpels lässt sich nicht viel Neues sagen. Was den als ein Übergangsstadium der Chondrogenese vorkommenden Vorknorpel betrifft, so müssten wir betreffend seiner Histogenese nur das wiederholen, was schon oben bei der Besprechung der Chondrogenese überhaupt gesagt wurde. Er kann sich, wie das schon angegeben wurde, entweder aus Mesenchym bilden, er kann aber auch besonders da, wo sich in der späteren Lebenszeit (indirekt) ein Knorpel bildet, aus verschiedenen, oft schon weiter spezialisierten Geweben seinen Ursprung nehmen. Zahlreiche Beispiele dazu kann man bei Cyklostomen finden; nähere Nachrichten darüber sind in unseren eigenen Arbeiten (1897/98), sowie in denen von Schaffer (1896b, S. 624, Taf. XXVII, Fig. 11) enthalten. Alle Knorpel, gleich ob sie aus diesem oder jenem Gewebe entstehen, machen hier ein Vorknorpelstadium durch. Eines der schönsten Beispiele dazu können wir bei der Entstehung des Knorpels aus einer unter dem Namen „Schleimknorpel“ bekannten Gewebeart beobachten. (Vgl. Schaffer 1896b, S. 645, Studnička 1897, S. 634.) Ein „Schleimknorpel“ enthält neben vielen faserigen Gebilden in einer festen mit Hämatoxylin färbbaren Grundsubstanz[1]) eingelagerte, ziemlich weit voneinander liegende, doch zusammenhängende, etwa sternförmige Zellen[2]).

1) Es wäre sehr interessant etwas über die Genese der Grundsubstanz dieses Schleimgewebes zu wissen. Wegen Mangel an passendem Material konnten wir nicht diese Frage beantworten.

2) Vergleiche: Schaffer 1896b, Taf. XXVIII Fig. 16—19, unsere Arbeit vom Jahre 1897, Taf. XXXI, Fig. 13.

Diese Zellen vermehren sich, sobald der betreffende Prozess angefangen hat, sehr lebhaft, sie werden etwas grösser, runden sich ab und kommen endlich infolge dieser Veränderungen schliesslich ganz dicht aneinander zu liegen. Gleichzeitig erscheinen an den Grenzen der ehemals nackten Zellen feste acidophile Grenzschichten und es entsteht so ein Vorknorpel, der erst später, nachdem die Zellen die Knorpelsubstanz auszuscheiden anfangen, sich in einen Knorpel umwandelt. Etwas komplizierter wird der ganze Prozess jedenfalls dadurch, dass da schon von Anfang an zwischen den Zellen die oben erwähnte Grundsubstanz und die Fibrillen sich befinden. Die letzteren werden in die Grenzschichten des Vorknorpels und später des Knorpels eingeschmolzen, was dagegen die Grundsubstanz selbst betrifft, so lässt sich darüber nichts Sicheres sagen. Es ist kein Zweifel, dass sie ebenfalls bei der Umbildung des Gewebes auf irgend eine Weise verbraucht wird. (Vergl. uns. Arb. 1897, Taf. XXX, Fig. 11).

Soviel vom transitorischen Vorknorpel, oder dem Vorknorpelstadium der Chondrogenese. Wenn wir jetzt das Vorknorpelgewebe als ein lebenslang (oder überhaupt länger) sich erhaltendes Stadium der Chondrogenese auffassen wollen, so muss, wenn unsere Auffassungsweise richtig ist, von seiner Genese dasselbe gelten, was wir betreffs der des Knorpels gesagt haben. Wir sind der Meinung, dass es sich da eigentlich um denselben Prozess handelt, der einmal mit dem Vorknorpelgewebe seinen Höhepunkt erreicht, ein anderesmal wieder schnell weiter fortschreitet, so dass dadurch ein Gewebe höherer Ordnung zu Stande kommt, ein Knorpelgewebe mit hyalinisierter Grundsubstanz.

Die wirkliche Entscheidung der uns hier interessierenden Frage, von der sich, wie wir sehen, leicht theoretisieren lässt, gestaltet sich etwas schwieriger. Meistens haben wir die Gewebe im entwickelten Zustande vor uns und können auf ihre Genese nur nach den noch nachweisbaren Übergängen zu anderen Ge-

weben schliessen. Man wird zuerst fragen, ob, wie der Knorpel, auch das Vorknorpelgewebe aus Mesenchym entstehen kann. Diese erste Frage lässt sich bestimmt negativ beantworten. Überall in Embryonen, wo wir dem Vorknorpel im Mesenchym begegnet sind, war das ein Vorknorpelstadium, und wir nehmen deshalb an, dass, wenn sich schon einmal das Mesenchymgewebe in der betreffenden Richtung umzubilden anfängt, daraus ein Knorpel entsteht. Es werden übrigens aus Mesenchym nur die ersten wichtigsten Skelettteile gebildet, und diese sind alle zuerst knorpelig. Etwas anderes ist das mit embryonalem Bindegewebe, Schleimgewebe und überhaupt mit Stützsubstanzen. In der That kann man mit aller Bestimmtheit sagen, dass alle die wichtigeren Vorknorpelstücke in einer späteren Zeit aus bereits wenigstens etwas differenzierten Geweben entstehen. In erster Reihe ist das unter dem Namen „Schleimknorpel" bekannte Gewebe zu bezeichnen, aus dem besonders bei Petromyzon die Vorknorpel entstehen. Auch hier können wir dies nur von dem am vorderen Rande der Lippenknorpel sich befindenden Vorknorpeln mit Sicherheit behaupten; bei Teleostiern haben wir wenigstens etwas über die Bildung des seitlich vom Geruchsorgan von Cobitis sich befindenden Vorknorpelstückes eruieren können. Bei jüngeren Tieren befindet sich da an einen Schleimknorpel erinnerndes Schleimgewebe mit sternförmigen Zellen und fibrillärer Grundsubstanz und aus diesem entsteht bei älteren Tieren unser Gewebe. Der Vorknorpel der Achillessehne entsteht, wie wir das ja schon gesagt haben, in einer sehr frühen Zeit, ebenfalls nur aus einem einfacheren Bindegewebe, das eigentlich noch nicht als Sehnengewebe bezeichnet werden darf und nicht, wie das angenommen wird, durch eine Umbildung des einmal fertigen Sehnengewebes.

Mit der Frage nach der Entstehungsweise des Vorknorpelgewebes hängt diejenige nach der eigentlichen Bedeutung der seine Zellen trennenden Scheidewände, seiner Grundsubstanz, zusammen.

Auch was diese Frage betrifft, so ist es einleuchtend, dass da alles das gelten muss, was betreffs der ersten Grundsubstanzbildung bei der Chondrogenese (Vorknorpelstadium) gesagt wurde. Wir haben schon unlängst oben angedeutet, dass wir die Scheidewände für exoplasmatische Bildungen halten; ihre Entstehung kann man sich wirklich nicht anders als durch eine Verdichtung des Protoplasmas an den Zellgrenzen vorstellen. Die Sache speziell für das Vorknorpelgewebe nachzuweisen, wäre schwer, doch lässt sich an der Richtigkeit dieser Auffassungsweise, die übrigens durch einige Angaben, die später folgen sollen. noch wahrscheinlicher gemacht wird, nicht im geringsten zweifeln. Zuerst handelt es sich in den Grenzschichten nur um einfaches Exoplasma, später kommen da in einer grösseren oder geringeren Menge die kollagenen Fibrillen resp. die elastischen Fasern oder beide gleichzeitig auf und der Habitus der Scheidewände wird dadurch etwas geändert (vergl. Taf. XXXVII/VIII, Fig. 8, 9, 10, 12). Von solchen Verhältnissen soll später speziell gehandelt werden.

Ebensogut, wie es aus verschiedenen Geweben seinen Ursprung nehmen kann, kann das Vorknorpelgewebe auch mit verschiedenen Bindegewebsarten durch allmähliche Übergänge im Zusammenhange stehen. Überall da, wo dieses Gewebe für sich abgeschlossene Skelettstücke baut[1]), wird es z. B. an seiner Oberfläche von einer fibrösen Kapsel, einem vollständigen Analogon eines Perichondrium, umgeben und man kann da leicht beobachten, wie seine Zellen allmählich kleiner werden und in die Bindegewebszellen übergehen (vergl. Taf. XXXVII/VIII, Fig. 11). Wichtiger sind jedenfalls die Übergänge zu anderen spezialisierten Geweben der Bindegewebsreihe; diejenigen zum Knorpelgewebe lassen wir da zuerst beiseite, da wir ihnen später speziell unsere Aufmerksamkeit zuwenden wollen. Wir machen da auf die Übergänge zu

1) Beispiele: Die Tentacularvorknorpel.

fibrillärem Bindegewebe, fibrösen Bändern[1]) und sogar Sehnen aufmerksam, denen wir hie und da begegnen können. Der bekannteste Fall eines Überganges zwischen Vorknorpel und einer Sehne ist derjenige, dem man in der Achillessehne der Frösche begegnet. Wie allmählich da die Übergänge sind, bezeugt das Faktum, dass von vielen Seiten dieses Vorknorpelgewebe für ein umgewandeltes Sehnengewebe gehalten wurde. Einen sehr ähnlichen Fall eines Überganges in eine Sehne finden wir bei Myxine glutinosa und zwar ist das hier das Vorknorpelgewebe in der Sehne des sogenannten Retractor linguae, die an ihrem hinteren Ende in einen solchen übergeht[2]). In der Zunge von Petromyzon (fluv.) sieht man wie das sehr schöne hier vorhandene Vorknorpelgewebe stellenweise in ein elastisches Gewebe übergeht.

Alle diese Übergänge sind vollkommen allmählich und man kann an ihnen deutlich beobachten wie die kollagenen (resp. elastischen) Fasern zwischen den Vorknorpelzellen zunehmen, in einzelne Bündel sich ordnen (wenn sie nicht schon so geordnet waren) und wie sie dann die Zellen weiter voneinander drängen; dabei werden die Zellen kleiner, so dass man bei dem Verschieben des Präparates endlich auf eine Stelle kommt, wo die letzten Charaktere des Vorknorpelgewebes verschwinden[3]). Von einem Vorknorpel kann man bei diesen Übergängen nur solange reden, solange man die charakteristischen grossen Vorknorpelzellen vor sich hat, ebenso, wie man vom Knorpel noch dann sprechen darf, solange die Knorpelzellen, wenn auch in einer ganz veränderten Umgebung vorhanden sind. Beispiel:

1) Vielfach ber Teleostiern.

2) Schaffer (1897, S. 185), der diesen Vorknorpel zuerst erwähnt, bezeichnet ihn als Analogon eines „Sesamschen Knorpels“. Nähere Nachrichten über dieses sowie andere Vorknorpelgewebe der Myxine müssen wir von diesem Forscher erwarten.

3) Die Übergänge zwischen Vorknorpel- und Sehnengewebe sind, wie wir unten zeigen werden, davon verschieden.

Faserknorpel. In unserer älteren Knorpelarbeit (1897) haben wir in der Fig. 12, Taf. XXXI so ein Übergangsgewebe wie wir von ihm gerade gesprochen, dargestellt. Dieses (es ist das gerade ein Vorknorpelgewebe von Myxine aus der Nähe des Kiemenbeinkiels) stellt uns ein vollkommenes Analogon eines Faserknorpels dar, von dem es sich nur dadurch unterscheidet, dass die Zellen keine basophilen Knorpelkapseln besitzen.

Neben den bisher erwähnten Übergängen zwischen Vorknorpel und anderen Bindegewebsarten kommen, wie wir das schon oben gesagt haben, solche zwischen einer Osteoblastenschichte und dem betreffenden Gewebe vor. Von solchen lässt sich eigentlich nichts Besonderes sagen. Es hat das etwa so ein Aussehen, als ob sich die oberflächlichsten Zellen einer Vorknorpelpartie zu Osteoblasten umgewandelt hätten.

In den meisten der gerade erwähnten Übergänge haben wir jedenfalls nur lokale Übergänge vor uns, das ist solche, aus denen wir nicht auf genetische Beziehungen zwischen den Geweben, um die es sich handelt, schliessen dürfen. Nur die Beziehungen zwischen Sehnengewebe und dem Vorknorpel, wie wir sie in der Achillessehne der Frösche beobachten, können genetisch sein, doch in einem anderen Sinne, als man das meistens annimmt. Der Vorknorpel ist bei der phylogenetischen Entwickelung ohne Zweifel aus dem Sehnengewebe entstanden, heute jedoch entsteht, seine Hauptmasse wenigstens, immer nur aus einer Vorstufe des Sehnengewebes.

Schon alle die Verhältnisse des Vorknorpels, die wir bis jetzt angeführt haben, lassen auf eine auffallende Verwandtschaft dieses Gewebes mit Knorpelgewebe schliessen. Ein Knorpel kann bekanntlich ebenfalls aus den verschiedensten Bindegewebsarten und unter diesen vor allem die, die oben genannt wurden, seinen Ursprung nehmen, und es kann ebenso mit den meisten Geweben der Bindegewebsgruppe durch Übergänge verbunden

sein[1]). Das eine muss man da zulassen, dass nämlich die Übergänge in den letzteren Fällen bei weitem nicht so allmählich sind wie in dem ersteren. Die bekannte Knorpelreaktion der Scheidewände tritt ziemlich schnell auf, mit einem Mal sind die Scheidewände des Vorknorpels hyalinisiert und basophil und das Gewebe ist hiermit in einen Knorpel umgewandelt. Ein solches sicheres Unterscheidungsmerkmal haben wir im ersteren Falle nicht. Dass auch die Grenze zwischen aneinander grenzenden Vorknorpel- und Knorpelgeweben unter Umständen wirklich sehr scharf sein kann, beweist z. B. unsere Fig. 9, Taf. XXXVII/VIII (unten in der Abb.), mit einem Male werden in diesem Falle die Scheidewände auffallend dicker und bekommen die bekannte Reaktion und doch handelt es sich da, wie die Abbildung dies deutlich beweist, um dieselben Zellen.

Ehe wir unsere Aufzählung der für einen Vorknorpel charakteristischen Eigenschaften beschliessen, wollen wir noch eine, die schon oben kurz erwähnt wurde, besprechen. Es handelt sich nämlich um die Rolle, die dieses Gewebe im Wirbeltierkörper unter den Geweben desselben zu spielen hat.

Ein Vorknorpel ist da, wo er sich zeitlebens erhält, kein „Bindegewebe" im engeren Sinne dieses Wortes, er dient nicht zum Verbinden der einzelnen Bestandteile des Körpers untereinander, zum Einhüllen derselben u. s. w., sondern er hat mit dem Knorpel, dem er so nahe steht, die Eigenschaft gemeinschaftlich, dass er wie dieses im Tierkörper zum „Stützen" dient. Es ist das ein „Stützgewebe" im rechten Sinne des Wortes. Es wird in der That, mit wenigen Ausnahmen, überall, da wo es auftritt, entweder zum Aufbaue wirklicher Skelettteile angewendet, oder es kommt wenigstens im nächsten Anschluss an die Skelettteile, und zwar sowohl die knorpeligen wie die

1) Wie der Vorknorpel kann auch der wirkliche Knorpel unter Umständen in einer Sehne erscheinen.

knöchernen. Beispiele dazu findet man hauptsächlich bei Teleostiern in reicher Auswahl. Als die schönsten Beispiele von skelettbildenden Vorknorpeln können wir hier in erster Reihe den Zungenbeinkiel der Myxine, vielleicht auch den vorknorpeligen Polster der Petromyzonenzunge, die vorknorpeligen Partien lateral vom Geruchsorgan der Teleostier und die Vorknorpel des Tentakularskelettes einiger Teleostier nennen. Es können endlich die „sesamschen" Vorknorpel der Achillessehne der Frösche erwähnt werden. Was die Ausnahmen von dieser Regel betrifft, von denen wir eine Erwähnung bereits gemacht haben, so beziehen sich diese auf solche Fälle, in denen dem Vorknorpelgewebe die Rolle eines „Füllgewebes" zukommt. Hierher gehört das periaxiale[1]) Bindegewebe der Schwanzflosse von Petromyzon oder der Vorknorpel zwischen den Flossenstrahlen der Teleostier. Scharf voneinander geschieden sind beide dieser Vorknorpelarten nicht. Das Füllgewebe der Schwanzflosse von Petromyzon ist übrigens, wie wir darauf noch zu sprechen kommen, durch Übergänge mit wirklichen Skelettteilen verbunden.

Das, was ein Vorknorpelgewebe dazu befähigt, sich unter Umständen sogar beim Aufbaue von Skelettteilen zu beteiligen oder solche ganz allein[2]) bauen zu können, haben wir schon oben angedeutet. Da im Vorknorpelgewebe eine Grundsubstanz nur in allzu geringer Menge vorhanden ist, können das nur die protoplasmatischen Körper der einzelnen Zellen sein, die sich meistens durch eine charakteristische Homogenität auszeichnen und deshalb, wenn sie auch selbst nicht hart zu sein brauchen, in die von den Scheidewänden gebildeten Kapseln eingeschlossen, als genug widerstandsfähig zu bezeichnen sind. Die kollagenen Bindegewebszüge oder die elastischen Fasern, die im Vorknorpel

1) Von uns früher (1898) weniger richtig als „axiales" benannt.

2) Tentakularknorpel von Cobitis, der Vorknorpel aus der Umgebung des Geruchsorgans derselben Form u. s. w.

vorzukommen pflegen, vermögen die Druckfestigkeit desselben nur in äusserst geringem Grade zu vermehren. In den vom Vorknorpelgewebe gebauten Skelettteilen wie z. B. in dem Kiemenbeinkiel der Myxine oder in den Sesamschen Vorknorpeln der Achillessehne junger Frösche treten die Bindegewebsfasern, im Vergleich zu den Zellen doch in den Hintergrund und sie dienen nur dazu, die Zellen fester aneinander zu halten, zu welchem Zwecke sich stellenweise auch die bindegewebigen Hüllen des Gewebes, eine Art von „Perichondrien", bilden. Wenn man die Zellen mit Bausteinen eines Gebäudes vergleichen würde, so kommt den Fasern dieselbe Aufgabe zu, wie etwa eisernen Spangen, mit denen man, um den Zusammenhang der Bausteine und ganze Wände fester zu machen, dieselben vereinigt. Die Bindegewebsfasern, sowie die elastischen Fasern haben auf der anderen Seite, wo das nötig ist, zur Aufgabe, die Zugfestigkeit des Gewebes zu vermehren. Wir finden die faserförmigen Bildungen in einer grösseren Menge in der That überall dort, wo in der betreffenden Beziehung an das Gewebe irgend welche Ansprüche gestellt werden, oder damit wir das wirkliche Verhalten der Sache besser bezeichnen, sie verlieren sich da überall, wo an ein Gewebe geringere Ansprüche in dieser Richtung gestellt werden, die Zellen werden in letzterem Falle grösser und wir haben einen Vorknorpel, ein Stützgewebe vor uns[1]). Auch die Anordnung der Fasern richtet sich danach. Im Vorknorpel laufen sie deshalb entweder unregelmässig in verschiedenen Richtungen oder quer an seine Dicke (Taf. XXXVII/VIII, Fig. 8), in einem fibrösen Bande haben alle einen parallelen Verlauf in der Längsrichtung des Gewebes.

1) Ob sich in der Wirklichkeit auch ein Vorknorpel in ein Bindegewebe zurückverwandeln kann, ob sich seine Zellen wieder verkleinern und weiter voneinander zu liegen kommen können oder, kurz gesagt, ob der ganze Entwickelungsprozess, durch den das Vorknorpelgewebe entstanden ist, wieder zurück durchgemacht werden kann, können wir nicht sagen. Ausgeschlossen ist dies nicht, denn ein Vorknorpel steht dem Bindegewebe unvergleichbar näher als ein Knorpelgewebe.

Da die verschiedenen Fasergebilde, deren eigentliche Bedeutung wir gerade jetzt hervorgehoben haben, eine wirklich grosse Verbreitung in den verschiedensten Vorknorpelarten haben, wollen wir uns mit ihnen in den folgenden Zeilen noch näher beschäftigen.

Unter den faserförmigen Gebilden kann man kollagene Fibrillen und elastische Fasern unterscheiden. Bisher haben wir nur von den ersteren gesprochen und sind solche auch für uns, da sie niemals im Vorknorpelgewebe fehlen, meistens dagegen in grösserer Menge und in grösseren Bündeln auftreten, entschieden wichtiger als die mit seltenen Ausnahmen vereinzelt vorkommenden elastischen Fasern. Aus diesen Gründen widmen wir zuerst unsere Aufmerksamkeit den ersteren.

Nur die allereinfachsten Formen des Vorknorpels sind ausschliesslich aus Zellen und den wenigstens scheinbar homogenen, intercellularen Scheidewänden zusammengesetzt. Die bleibenden Vorknorpel der Wirbeltiere zeigen nur in selteneren Fällen eine solche Zusammensetzung und auch da nur stellenweise, an solchen Stellen, wo sich die Zellen zuletzt geteilt haben. (Vergl. Taf. XXXVII/VIII, Fig. 8 links und Fig. 11. Es ist uns z. B. im Vorknorpel der Achillessehne junger Frösche, weiter im Tentakularvorknorpel von Cobitis solche Stellen zu finden gelungen.

Ein vollkommen reines Vorknorpelgewebe, wie wir es erwähnt haben, würde also, und darauf machen wir jetzt aufmerksam, ein fast vollständiges Analogon des Vorknorpelstadiums des chondrogenetischen Prozesses, jedoch nur eines solchen, in dem es sich um die Entstehung eines Knorpels aus Mesenchym handelt, vorstellen. In einem solchen Falle fehlen (besser gesagt: lassen sich nicht nachweisen), wie wir das im ersten Kapitel der vorliegenden Arbeit gezeigt haben, die faserigen Gebilde ebenfalls vollkommen. Überall wo es sich um Knorpelbildung aus einer nur etwas weiter differenzierten Bindegewebsart handelt, also einer solchen, die

zwischen ihren Zellen schon Bindegewebsfasern enthält, bleiben diese während der ersten Stadien der Chondrogenese zum grössten Teil wenigstens als solche erhalten und es besteht also auf diese Weise kein Unterschied zwischen einem hier vorkommenden Vorknorpel und dem gewöhnlichen Vorknorpelgewebe. Die Fasern des Vorknorpelstadiums der Chondrogenese verlieren sich erst dann, wenn sich dieses in einen Knorpel umzubilden anfängt, aber auch da nur scheinbar, sie werden jedenfalls auch da, wie das Hansen in seinen Fällen nachgewiesen hat, von den Knorpelsubstanzen nur, wie er sich ausspricht, „maskiert". Einen sehr instruktiven Fall, in dem sich die Schicksale der Faserungen bei der Chondrogenese leicht verfolgen lassen, haben wir in der unlängst in dieser Arbeit schon einmal erwähnten Entwickelung des Knorpels aus einem sog. „Schleimknorpel" gefunden. (Verunsere Arb. 1897, S. 634.)

Gerade infolge der Untersuchungen Hansens, die wir da erwähnt haben, erscheint uns das Knorpelgewebe nicht als wesentlich vom fibrillären Gewebe verschieden. Für das Beurteilen des gegenseitigen Verhältnisses eines in grösserer Menge kollagene Fasern entwickelnden Vorknorpels und des eigentlichen Knorpels ist, wie man leicht einsehen wird, dieser Umstand überaus wichtig.

Die kollagenen Fibrillen kommen da, wo sie sich im Vorknorpelgewebe nachweisen lassen, immer zwischen den Zellen desselben in die intercellularen Scheidewände eingelagert vor. Man kann die verschiedensten Grade ihrer Ausbildung vorfinden. Wir finden Fälle, in denen die Scheidewände noch vollkommen homogen sind und nur spärliche, sehr feine Faserungen aufweisen, solche können aber auch grössere Netze bilden oder wie das gewöhnlich der Fall ist, treten sie in stärkere „Bindegewebsbündel" zusammen (Taf. XXXVII/VIII, Fig. 8). Es kommen auf diese Weise auch sehr starke bindegewebige Balken oder ganze Lamellen im Inneren des Vorknorpelgewebes zu stande, wie man

ihnen in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle in etwas höher differenziertem Vorknorpelgewebe begegnen kann. (Vergl. unsere Arbeit 1897, Taf. XXXI, Fig. 8, 9.) Sobald die Bindegewebefasern nur in einigermassen grösserer Menge auftreten, versetzen sie dort, wo sie liegen, die ehemaligen dünnen Scheidewände vollkommen und die Zellen werden auf diese Weise daselbst ausschliesslich durch die dicken Bindegewebszüge oder Lamellen voneinander abgegrenzt. Wenn die Fasermassen noch zunehmen, können die Zellen endlich noch weiter voneinander verdrängt werden und es entsteht ein Gewebe, das etwa an einen Faserknorpel erinnert. (Vergl. die schon einmal citierte Abbildung unserer Arbeit, 1897, Taf. XXXI, Fig. 12.) In der Regel sind solche Fälle, in denen das Bindegewebe zwischen den einzelnen Zellen gleichmässig verteilt wäre, sehr selten und kommen nur an Übergangsstellen vor[1]). Fast immer begegnet man nur den eben erwähnten vereinzelten Bindegewebszügen und Balken, die im Gewebe in einer durch die Einwirkung der äusseren Kräfte an das Gewebe bestimmten Anordnung verlaufen. Das beste Beispiel für die Anordnung ist wieder das Vorknorpelgewebe des so oft schon genannten Kiemenbeinkiels der Myxine (unsere Arbeit 1897, Taf. XXXI, Fig. 8.) Gerade an diesem Gewebe sehen wir, dass in ihm, obzwar sein bindegewebiges Gerüst wie nirgends anderswo ausgebildet ist, stellenweise doch zwischen den einzelnen Bindegewebszügen noch immer die primitiven Scheidewände vorhanden sind. Ebenso verhält sich die Sache an anderen Objekten.

Da sich die kollagenen Bindegewebsfibrillen, wenn auch stärker, auf dieselbe Weise färben lassen, wie die Scheidewände des Vorknorpelgewebes, so ist es sehr schwer, das erste Auftreten des Bindegewebes in diesem Gewebe zu verfolgen. So wie die Sache auf uns den Eindruck macht, handelt es sich

[1]) Solche Vorknorpel unterscheiden sich nur durch den Mangel an Knorpelkapseln von wirklichen „Faserknorpeln“.

bei der Entstehung der Fibrillen um eine Differentiation derselben im Inneren der Scheidewände und auf diese Weise nehmen die Fibrillen, da die Scheidewände ursprünglich exoplasmatisch sind, doch immer ihren Ursprung vom Protoplasma. Indem sich die Fibrillen vermehren, verdrängen sie das ehemalige strukturlose Exoplasma; doch nicht vollkommen; dasselbe bleibt auch dann, wie man das wenigstens voraussetzen kann, als eine Kittsubstanz zwischen ihnen erhalten. Das eine kann man mit Sicherheit annehmen, dass nämlich die kollagenen Fasern, welchen man im Bindegewebe begegnet, denselben Zellen, zwischen denen sie sich befinden, ihre Entstehung verdanken. Da sich die Bindegewebszüge immer durch grössere Strecken des Vorknorpelgewebes, meistens von dem Perichondrium der einen Seite zu dem der anderen ununterbrochen verfolgen lassen, muss man annehmen, dass die Substanz der einzelnen Fibrillen, die jene zusammensetzen, eigentlich von einer grossen Anzahl von Zellen gebildet wurde. Ein Durchwachsen des Gewebes seitens dieser Fibrillen ist nicht so leicht vorstellbar.

Es ist sicher, dass die Bildungsweise der kollagenen Fasern der Vorknorpel von derjenigen ähnlicher Fasern anderer Gewebe nicht verschieden sein wird. Der wichtigste Unterschied besteht da in der Grösse und der dichten Lagerung der einzelnen Zellen des Vorknorpels, zwischen denen die Fasern wie eingeklemmt sind. Wenn man einen Übergang eines solchen Gewebes zu einer anderen Bindegewebeart, deren Zellen lockerer liegen, vor sich hat, kann man sich von der Richtigkeit dessen, was wir hier sagen, leicht überzeugen, ähnliche Übergänge sehen wir auch schon beim näheren Verfolgen des Verhaltens eines Vorknorpels zu seinem Perichondrium.

Es verdient hier besonders erwähnt zu werden, dass eigentlich die Verhältnisse der Genese der kollagenen Fibrillen in der Wirklichkeit doch nicht genau so sind, wie wir sie hier gerade darge-

stellt haben, wir haben bisher darauf vergessen, dass viele der kollagenen Fasern, denen man im Vorknorpel begegnet, noch aus jener Zeit stammen, in der der Vorknorpel nicht das war, was er jetzt ist und in der seine Zellen weiter voneinander lagen. Das von uns oben Gesagte bedarf also einer Einschränkung; nur die später sich bildenden kollagenen Fasern entstehen auf die von uns angegebene Weise im Innern der Scheidewände. Die Frage nach der Genese der faserförmigen Differentiationen ist sehr interessant und nicht unwichtig; wir kommen auf dieselbe sowie auf die Genese übrigens später der elastischen Fasern noch einmal zurück.

Wie aus dem, was wir in den vorangehenden Zeilen angeführt haben, hervorgeht, dürfen wir in den grossen Vorknorpelzellen die Bildungszellen der kollagenen Fasern sehen. Trotzdem ist diese Sache nicht in einem jeden Falle so vollkommen einfach. In einer Reihe von Fällen kommen jedenfalls als die einzigen Bestandteile des Vorknorpelgewebes die charakteristischen grossen Zellen und die zwischen ihnen sich befindenden Scheidewände vor, doch in einer grossen Anzahl von solchen lassen sich zwischen den gewöhnlichen grossen Zellen noch besondere kleinere Zellen nachweisen, deren Körper aus einem auffallend dichten und infolgedessen stark färbbaren Protoplasma bestehen und kleine ebenfalls sehr dichte und färbbare Kerne enthalten. Diese Zellen sind meistens in die bindegewebigen Züge eingelagert und haben ungefähr das Aussehen von gewöhnlichen Bindegewebszellen (vgl. unsere Fig. 10, Taf. XXXVII/VIII). Da, wo das Vorknorpelgewebe mit einer anderen kleinzelligen Bindegewebsart durch Übergänge verbunden ist, scheint es meist, als ob die Zellen der letzteren in das Vorknorpelgewebe hinein eindringen würden, so z. B. auf den Übergängen zwischen einer Sehne und dem Vorknorpelgewebe (Myxine). Durch das Hinzutreten dieser zweiten Zellenart erscheinen die Verhältnisse wesentlich komplizierter als sie es früher waren. Es kommt jetzt die Frage auf, welche Bedeutung man diesen Zellen zuschreiben sollte, und in

37.



43.



39.





38

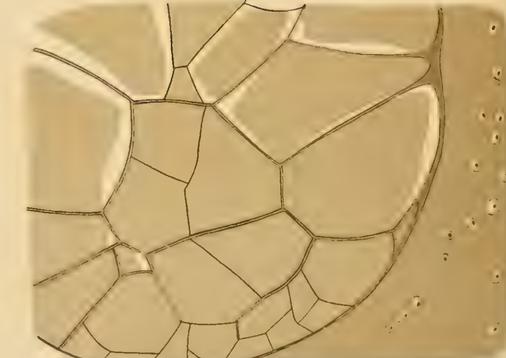
42.



41.



40.



Verlag v. J. F. Bergmann, Wiesbaden

welcher Beziehung sie besonders zu den kollagenen Fasern des Vorknorpelgewebes stehen.

Schaffer, der im Jahre 1897 (l. c. S. 187) zuerst auf das Vorhandensein dieser kleinen Zellen in den Vorknorpeln der Cyklostomen[1]) aufmerksam gemacht hat, hat in einer späteren Arbeit (1901c, S. 142 ff.) die Meinung ausgesprochen, dass diese Zellen es eben sind, denen man die Entstehung aller Bindegewebsfasern, die wir im Vorknorpel vorfinden, zuschreiben muss; er geht sogar noch weiter, indem er annimmt, dass überhaupt das gesamte System der intercellularen Scheidewände nur von ihnen seinen Ursprung nimmt[2]). Auf die Weise, wie sich dieser Autor die Sache vorstellt, wären die eigentlichen grossen Zellen unseres Gewebes eigentlich nackt und wären in die Lücken eines allgemeinen Bindegewebssystems, dem sie sonst eigentlich fremd wären, eingelagert. Ein so gebautes Gewebe hätte natürlich auf den ersten Blick mit dem fertigen Knorpel wenig gemeinschaftlich und der Name, mit dem es Schaffer benennen will, „blasiges Stützgewebe", wäre da vollkommen an seiner Stelle[3]).

Solche kleine Bindegewebezellen, wie wir sie gerade erwähnt haben, ist es uns auch an jenem Objekte, an dem sie Schaffer nachgewiesen hat, in bestimmten hoch differenzierten Vorknorpeln

---

1) Bei Myxine im Kiemenbeinkiel; die kleinen Zellen kommen hier entweder vereinzelt oder in kleinen Gruppen vor.

2) l. c. S. 144: „Der Eindruck als besässen die Zellen Membranen, die man aus Schnitten bekommt, ist trügerisch; die scheinbaren Membranen gehören dem Zwischengewebe an, sind dichtere Begrenzungen desselben gegen die Zellen." (Bezieht sich auf das periaxiale Gewebe von Petromyzon.)

3) Schaffer bemerkt, dass es ihm an Isolationspräparaten wirklich gelungen ist nachzuweisen, dass die grossen Zellen des uns hier interessierenden Gewebes nackt sind (1901c, S. 143). In demselben Sinne wie er die Sache auffasst, musste man auch die Knorpelzellen als „nackt" bezeichnen, und doch ist kein Zweifel, dass auch eine bestimmte Partie der Grundsubstanz zu ihnen als ihr Exoplasma gehört. Auch wenn es niemals gelingt, aus solchen Geweben Zellen mit Membranen zu isolieren, kann man dem keine Bedeutung zuschreiben.

der Myxine, in der Zunge sowie in dem periaxialen Gewebe von Petromyzon zu finden gelungen. Da sie in einigen Partien desselben sehr klein und dazu im Gewebe nur spärlich verteilt sind, entgehen sie leicht unserer Aufmerksamkeit und wir selbst haben sie früher, ehe wir durch Schaffer auf sie aufmerksam gemacht wurden, an der ersteren Stelle von den genannten auch immer übersehen. Ebenfalls sehr unauffällig sind, wie wir selbst finden, diese Zellen in den am vorderen Rande des Lippenknorpels vorkommenden Vorknorpelpartien. Dagegen sind solche Zellen in einigen Vorknorpeln, so z. B. in dem des Retractor linguae von Myxine sehr reichlich vorhanden, besonders da, wo der Vorknorpel in das Sehnengewebe übergeht. In der neuesten Zeit ist es uns gelungen, solche Zellen auch in den verschiedensten Vorknorpeln der Teleostier zu finden, obzwar sie auch hier bei weitem keine konstanten Erscheinungen sind. Während zum Beispiel der Vorknorpel an der Basis der Tentakel von Cobitis nur eine Art von Zellen enthält (Taf. XXXVII/VIII, Fig. 11), kommen in den in vollkommen erwachsenen Exemplaren derselben Art seitlich vom Geruchsorgan auftretenden Partien des Vorknorpelgewebes deutlich die zweierlei Zellenarten vor. Dieselben kann man, um ein weiteres Beispiel anzuführen, auch bei Carassius auratus in den in der vordersten Kopfpartie sich befindenden Vorknorpeln vorfinden, während sie daselbst in anderen Vorknorpelpartien, die im Anschluss an das Skelett vorkommen, fehlen. In den Vorknorpeln, die wir bei Lebias finden, fehlen die kleinen Zellen überhaupt. Da wo bei den hier genannten Teleostieren ein Vorknorpel die kleinen Zellen enthält, kommen diese in einer auffallend grossen Anzahl vor, und sind in den Präparaten besonders wegen ihrer starken Färbbarkeit und an nicht gefärbten Präparaten wegen ihres starken Lichtbrechungsvermögens sehr auffallend. Eine Partie eines beide Zellenarten enthaltenden Vorknorpels von Cobiti fossilis stellt unsere Fig. 10, Taf. XXXVII/VIII dar, und man kann nach derselben ihr gegenseitiges Verhalten leicht beurteilen.

Was die eigentliche Bedeutung der zweiten Zellenart, der man in den erwähnten Vorknorpeln begegnen kann, der kleinen Zellen eben betrifft, so können wir darüber etwa folgendes angeben[1]): Es ist erstens keine Ursache da, anzunehmen, dass es sich in den kleinen Zellen etwa um von aussen in das Vorknorpelgewebe eingewanderte Elemente handeln würde, im Gegenteil, es sind das Zellen, die dem Gewebe selbst zugehören. Sie liegen zwischen den grossen Zellen und zwar hauptsächlich dort, wo sich grössere Bindegewebezüge befinden, sehr oft im Inneren von solchen, und sie fehlen, wo das Bindegewebe nur spärlich ist, also in den einfacheren Formen des Vorknorpelgewebes. Es kann kein Zweifel sein, dass sie sich da, wo sie vorkommen, auf irgend welche Weise an der Bildung des Bindegewebes beteiligen. Alle Bindegewebsfasern oder sogar auch die intercellulären Scheidewände überhaupt und in jedem Falle von ihnen ableiten zu wollen, wäre nicht richtig. Wenn man auch davon absieht, dass sie in manchen Vorknorpeln überhaupt fehlen können, so findet man auch da, wo sie vorkommen, stellenweise von ihnen vollkommen freie Gewebspartien und zwar selbst in dem doch so hoch differenzierten Vorknorpel des Kiemenbeinkieles oder dem der Sehne des Retractor linguae von Myxine.

In der Erwägung aller dieser Umstände nehmen wir an, dass die kleinen Zellen der Vorknorpel sich ebenso wie die grossen an der Bildung der kollagenen Fasern des Gewebes beteiligen. Man muss die kleinen Zellen nur für solche halten, die, indem sie sich in einer ausgiebigeren Weise an dem Baue des bindegewebigen Gerüstes des Vorknorpels beteiligt haben als die grossen, entweder nicht so auswachsen konnten wie diese Zellen und so die ehemalige Form der Zellen jenes Gewebes, aus dem der Vorknorpel entstanden ist, beibehalten haben,

[1]) Wir nehmen dabei in erster Reihe auf die Verhältnisse in den Vorknorpeln im engeren Sinne Rücksicht und lassen das epaxiale Füllgewebe von Petromyzon vorläufig beiseite.

oder kann es sich da um Zellen handeln, die zwar früher und noch im jungen Vorknorpel in allem den übrigen Vorknorpelzellen glichen, die jedoch durch fortwährende Abgabe ihrer Substanz an die von ihnen gebildeten Bindegewebsfasern geschrumpft und kleiner geworden sind. Um die beiden hier sich ergebenden Möglichkeiten noch einmal und etwas anders zu formulieren, handelt es sich da also entweder um eine gleichzeitig bei der Entstehung des Vorknorpels geschehende Differentiation der Zellen; die einen Zellen werden gross und das sind eben die eigentlichen Vorknorpelzellen, die anderen bleiben klein und dies sind die Bindegewebszellen, oder, in einem anderen Falle wäre das Gewebe anfangs vollkommen gleichartig und aus nur einer Zellenart zusammengesetzt und erst später erfahren in ihm gewisse Zellen, die hauptsächlich bei dem Aufbau des bindegewebigen Gerüstes in Anspruch genommen wurden, gewisse Veränderungen; sie werden kleiner, ihr Protoplasma dichter lichtbrechend, ihr Kern schrumpft, und all dieses Verhalten, das sich ganz bestimmt beobachten lässt, lässt es als nicht unwahrscheinlich erscheinen, dass die Zellen eigentlich zu Grunde gehen. Wenn man alle Umstände erwägt, so ist man genötigt, sich in einigen Fällen, so s. B. was das im Sehnengewebe auftretende Vorknorpelgewebe betrifft, entschieden die erstere Deutungsweise annehmen, sonst kann man sich, wenigstens was die Teleostier betrifft, eher der zweiten dieser Auffassungsweisen anschliessen; hauptsächlich scheint uns hier das allgemeine Aussehen der Zellen entscheidend zu sein. Sie sehen wirklich in vielen Fällen (Cobitis, Carassius aur.) nicht anders aus als geschrumpfte atrophierende Zellen und sind nicht einmal den Bindegewebszellen, mit denen man sie gerne gleichstellen wollte, ganz ähnlich. Direkte Entscheidung wäre jedenfalls nur durch ein genaues Verfolgen der Genese der betreffenden Gewebe möglich. In unserer Fig. 10, Taf. XXXVII/VIII haben wir einige solcher Zellen dargestellt und machen auf ihr Aussehen,

ihre dunkel sich färbenden Zellkörper, in denen die Zellkerne wenig auffallend sind, aufmerksam.

In einem jeden Falle, wenn wir die Sache so oder so beurteilen, müssen wir in den uns hier interessierenden kleinen Zellen solche sehen, die bei der Bildung von intercellularen Substanzen besonders in Anspruch genommen sind. Wenn man von den Übergangsstellen zu anderen Geweben absieht, so sind das in der That, wenigstens teilweise, Analoga der „Intercalarzellen" (der „dunklen prochondralen Elemente") der in Entstehung begriffenen Knorpel, in denen wir ebenfalls solche von Anfang an oder später für Grundsubstanzbildung sich spezialisierende Zellen sehen müssen[1]). Die Ähnlichkeit dieser beiden Zellenarten, die des Knorpels und die des Vorknorpels, ist in mancher Beziehung wirklich auffallend. Man kann nur unsere Fig. 10, Taf. XXXVII VIII und Fig. 7 derselben Tafel oder noch besser der Fig. 8 der Taf. VII bei Schaffer (1901c) vergleichen. Auch in anderen Geweben kann man sich übrigens mit solchen vereinzelt liegenden und zu Grunde gehenden Zellen begegnen, so würden hierher noch etwa die zu Grunde gehenden Zellen des Chordagewebes, die wir später unten näher besprechen werden, und weiter die „elastoblastischen" Zellen des sich entwickelnden elastischen Gewebes gehören (Loisel, 1897).

Aus allem dem, was wir da vorausgesendet haben, geht ziemlich deutlich hervor, dass die kleinen Zellen des Vorknorpelgewebes, für die wir ebenfalls die Benennung „Intercalarzellen" vorschlagen können, eigentlich keine ausschliessliche Eigentümichkeit dieses Gewebes sind und dass sich dieses Gewebe durch ihr Vorhandensein am allerwenigsten vom Knorpelgewebe unterscheidet. Es handelt sich da nicht um zwei wesentlich voneinander verschiedene Zellenarten, sondern um eine Spezialisation einer und derselben Zellenart.

[1]) Nach Schaffers Befunden müssen solche Zellen nicht in jedem Falle vollständig zu Grunde gehen, sondern können sich später zu normalen Knorpelzellen umbilden. Dasselbe gilt von den kleinen Vorknorpelzellen.

Wenn wir jetzt auf alle diese und die früher schon erwähnten Eigenschaften des Vorknorpelgewebes Rücksicht nehmen, so kann man etwa folgende Unterarten dieses Gewebes unterscheiden: Erstens kommt da das reine Vorknorpelgewebe in Betracht, das etwa dem Vorknorpelstadium des aus Mesenchym sich entwickelnden Knorpels entsprechen würde. In diesem kommen ausschliesslich die mittelst der exoplasmatischen Scheidewände getrennten Zellen (vgl. Taf. XXXVII VIII, Fig. 11, stellenweise) vor. Die Bauweise eines Vorknorpels wird komplizierter, wenn in demselben zwischen den Zellen im Inneren der Scheidewände kollagene Fasern auftreten, die sogar so reich vertreten sein können, dass die Intercellularsubstanz am Ende fast ausschliesslich aus ihnen besteht (vergl. Fig. 8). (Die ehemalige Substanz derselben dient nur als eine Kittsubstanz zwischen den einzelnen Fasern?) Ein solches Vorknorpelgewebe stellt uns ein Analogon des Vorknorpelstadiums einer Chondrogenese, bei der ein Knorpel aus einem höher differenzierten Bindegewebe seinen Ursprung nimmt. Die dritte Stufe, die wir da unterscheiden können, zeichnet sich endlich dadurch aus, dass im Gewebe selbst einzelne Zellen vorhanden sind, die sich zur Bildung der kollagenen Bindegewebefaser spezialisieren; das ist eben das von uns zuletzt besprochene Vorknorpelgewebe mit zwei Arten von Zellen (vergl. Fig. 10). Auch dazu findet man Analogien bei der Chondrogenese.

Eine weit geringere Rolle als die kollagenen Fasern spielen im Vorknorpelgewebe die elastischen Fasern (vergl. uns. Arb. 1897, Taf. XXXI, Fig. 11). Diese kommen immer vereinzelt und niemals in Bündeln wie die kollagenen vor, ebenfalls sammeln sie sich niemals auf der Oberfläche des Gewebes, besondere Hüllen um dasselbe bildend. Die elastischen Fasern sind eine sehr gewöhnliche Erscheinung in den verschiedensten Arten des Vorknorpelgewebes. Immer treten sie gleichzeitig mit den kollagenen Fasern auf, meistens, jedoch nicht immer, verlaufen sie auch parallel mit diesen. Sehr selten begegnet man ihnen allein im Ge-

webe. Verhältnismässig selten fehlen sie; so, soweit es uns zu entscheiden möglich war, in einem doch so hoch differenzierten Vorknorpel wie es der Kiemenkiel von Myxine ist und in dem die kollagenen Fasern eine so grosse Rolle spielen.

Was die Fasern selbst betrifft, so handelt es sich um dünnere oder dickere immer drehrunde Gebilde von gewöhnlichem Aussehen der elastischen Fasern. Sie lassen sich, wenn auch nicht in jedem Falle gleich gut mit den bekannten Methoden (mit Unnas Orcein) als solche darstellen. Über ihren Verlauf im Vorknorpel lässt sich nichts allgemein Gültiges sagen. Einmal verlaufen sie in den verschiedensten Richtungen zwischen den Zellen des Vorknorpelgewebes, miteinander sich verbindend und ziemlich komplizierte Netze bildend, solche konnten wir z. B. sehr schön in dem der Zunge von Petromyzon zur Grundlage dienenden Vorknorpel beobachten (vergl. 1897, Taf. XXXI, Fig. 10); ein anderes Mal wieder laufen sie miteinander parallel von der einen Oberfläche des Vorderknorpels durch die ganze Dicke desselben zu der anderen und folgen in dieser Beziehung dem Verlauf der kollagenen Fasern. So ein Verhalten beobachten wir z. B. in dem den Tentakeln zur Grundlage dienenden Vorknorpel des Cobitis fossilis. Niemals laufen sie parallel mit der Oberfläche des Gewebes im Inneren desselben, nur die in den Perichondrien enthaltenen meistens sehr spärlichen Fasern verhalten sich so.

Als eine besondere Eigenschaft der im Vorknorpel der Cyklostomen vorkommenden elastischen Fasern müssen wir diejenige hervorheben, dass sie sich in der Regel mit Hämalaun oder Hämatoxylin-Thonerde intensiv färben lassen (vergl. unsere Arbeit 1897, Taf. XXXI, Fig. 10, 11). Wir haben seinerzeit (1897d) diese ziemlich auffallende Eigenschaft der elastischen Fasern dadurch erklären wollen, dass die Gewebe, in denen die Fasern vorkommen, zu den chondrogenen Geweben gehören, und dass ihre Zellen, wenn sie nicht in jedem Falle die Verknorpelung der Intercellularsubstanz herbeiführen können, wenigstens an die

zwischen ihnen verlaufenden elastischen Fasern in der betreffenden Richtung einwirken und sie verändern. Da wir sonst bei elastischen Fasern, solche Fälle ausgenommen, in welchen sie durch pathologische Prozesse verändert werden[1]), eine solche Eigenschaft nicht beobachten können, scheint uns unsere Erklärung nicht unzulässig zu sein. Was uns besonders dazu bewogen hat, eine solche auszusprechen, ist der Umstand, dass die basophilen elastischen Fasern vollkommen so aussehen wie die verknorpelten Fortsätze der isoliert liegenden Knorpelzellen (vergl. Kap. VI).

Wir haben schon zu verschiedenen Gelegenheiten in den vorangehenden Abschnitten darauf aufmerksam gemacht, dass das Vorknorpelgewebe als ein in seiner Entwickelung sozusagen aufgehaltener Knorpel anzusehen ist und einem Vorknorpelstadium der Histogenese in hohem Grade entspricht. Die Analogien, die sich da ergeben, lassen sich auch wirklich in sehr grosse Details verfolgen. Unsere Auffassung des Vorknorpelgewebes als eines sich erhaltenden Vorknorpelstadiums wird dadurch bestärkt, dass unter Umständen sich einzelne Vorknorpelzellen oder ganze Vorknorpelpartien noch nachträglich in Knorpel umwandeln können. Das Vorknorpelgewebe gehört auf diese Weise, wie wir das übrigens schon gesagt haben, in die grosse Reihe der chondrogenen Gewebe.

Die Knorpelbildung aus Vorknorpelgewebe wurde zuerst von Stadelmann am bleibenden Vorknorpel der Achillessehne des Frosches nachgewiesen (1878, S. 26).

Wir selbst haben bei der Gelegenheit unserer Untersuchungen über die Histologie und Histogenese des Cyklostomenknorpels ähnliche Übergänge zwischen Vorknorpel- und Knorpelgewebe in mehreren Fällen beobachtet[2]) und es ist uns

1) Das basophile Elastin wird von Pathologen auch mit dem Namen „Elacin" bezeichnet. Vergl. Unna: „Elastin und Elacin", Monatsh. f. prakt. Dermatol. Bd. XIX.

2) In einigen der damals beobachteten Fälle handelt es sich, wie wir uns später überzeugen liessen, nicht um ganz einfache Übergänge des einen Gewebes

neuestens gelungen, solche Übergänge in grosser Menge und mit grosser Deutlichkeit bei Teleostiern zu finden.

Da die Zellen eines Vorknorpels (von einigen zu stark modifizierten Vorknorpelgeweben, auf die wir später zu sprechen kommen abgesehen) meistens dieselbe Grösse haben wie die Zellen des Knorpelgewebes, kann man sich die Umwandlung der ersteren in die anderen ohne jede Schwierigkeit vorstellen. Man findet auch in sehr vielen Fällen beide dieser Zellarten dicht nebeneinander in einer solchen Lage, dass es keine Ursache ist, die Möglichkeit einer solchen Umwandlung zu bezweifeln. Es ist nicht nötig anzunehmen, dass sich die Knorpelzellen aus besonderen fremden, in das Vorknorpelgewebe von aussen einwandernden oder in jedem Falle aus den etwa in ihm vorhandenen kleinen Zellen (wie wir sie oben erwähnt haben) bilden müssten.

Was das Aussehen solcher Übergangsstellen bei Teleostiern betrifft, so weisen wir hier in der Beziehung auf unsere Fig. 9, Taf. XXXVII/VIII in der das gegenseitige Verhältnis beider Gewebe, so wie wir es bei Carassius finden, dargestellt wird. Oben in der Abbildung sehen wir einen ganz allmählichen Übergang zwischen den Geweben, unten erscheint eine etwas schärfere Grenze, da hier die Knorpelzellen auf einmal bedeutend dickere Wände besitzen als die benachbarten Vorknorpelzellen. Dass es sich in beiden Geweben um dieselben Zellen handelt, ist klar; den Umstand, dass die Struktur des Protoplasmas der Vorknorpelzellen und der Knorpelzellen etwas verschieden ist, haben wir schon oben erwähnt und sind wir auch auf die Ursachen dieser Erscheinung eingegangen. Ebenso wie in dem hier abgebildeten Falle, bei Carassius, kann man sich auch anderswo, wo ein als „Stützgewebe“ dienender Vorknorpel an Knorpel-

in das andere, so gilt das hauptsächlich von dem periaxialen Gewebe von Petromyzon, von den anderen sind wir aber noch jetzt überzeugt, dass es solche sind und sind darin auch durch die hier zu berichtenden Befunde an Teleostiern befestigt.

gewebe grenzt, von der grossen Ähnlichkeit und der Möglichkeit der genetischen Beziehungen beider Gewebe überzeugen. Bei Carassius finden wir z. B. auch solche Fälle, in denen ein dickere Schichten von Bindegewebsfibrillen zwischen seinen Zellen enthaltender Vorknorpel an einen Knorpel grenzt. Man sieht auf der Übergangsstelle, dass plötzlich die acidophilen kollagenen Fibrillen des ersteren mit der basophilen Chondromukoidsubstanz maskiert werden, und dass so ein Knorpel entsteht. Ausser den Beispielen, die wir von den Teleostiern angeführt haben, soll hier auch auf diejenigen Fälle, die wir vor einiger Zeit von Cyklostomen beschrieben haben und die seitdem in der betreffenden Bedeutung bezweifelt wurden, aufmerksam gemacht werden, in vielen von diesen sind die Übergänge sehr deutlich. Einige Schwierigkeiten, die teilweise schon hier, sowie auch anderswo, wo die Verhältnisse komplizierter sind, sich beobachten lassen, erwähnen wir in folgenden Zeilen.

In jenen Fällen, in denen im Vorknorpel nur eine Zellart vorkommt, ergeben sich bei der Ableitung des Knorpelgewebes aus einem solchen keine Schwierigkeiten, in denen dagegen, wo man die kleinen Interkalar- resp. Bindegewebszellen im Vorknorpel findet, kann man sich schon fragen, was mit diesen geschieht, wenn in dem Gewebe sich Knorpel bildet. Die Antwort auf diese Frage in jedem einzelnen Falle zu erteilen ist ziemlich schwer. Wenn wir bestimmte Füllgewebe, die erst später besprochen werden sollen, beiseite lassen, so sind gerade in jenen Geweben, wie wir sie hier gemeint haben, die Übergänge zum Knorpel seltener und auch dann, wenn solche vorhanden sind, lässt sich an ihnen der eigentliche Sachverhalt nicht immer erkennen. Bei Teleostiern kommt es sich in den hier erwähnten Vorknorpeln überhaupt nicht zur Knorpelbildung. Soviel wir bei Myxine und Petromyzon erkennen konnten, ist da keine Ursache anzunehmen, dass sich allein die kleinen Zellen zu Knorpelzellen verwandeln und die grossen sich dabei passiv verhalten würden.

Ausnahmen davon bemerken wir nur in jenen Fällen, in denen die letzteren zu stark modifiziert, entweder zu gross geworden sind wie z. B. im Kiemenbeinkiel der Myxine, in dem in der That auch kein Knorpel sich aus ihnen bildet [1]) oder auf der anderen Seite durch Fettbildung, Vakuolisation oder auf eine ähnliche Weise verändert sind. Die Verhältnisse in solchen in einer anderen Richtung oft stark differenzierten Partien des Knorpelgewebes verdienen eine abgesonderte Besprechung. Besonders die Modifikation durch Fettbildung kommt hier in erster Reihe in Betracht. Wir begegnen einer solchen wie den übrigen nur in jenen Fällen, in denen das Vorknorpelgewebe im Tierkörper eher die Rolle eines Füllgewebes spielt; da wo es als ein reines Stützgewebe angewendet wird, muss, wie das schon oben von uns angegeben wurde das Protoplasma eine festeren Konsistenz haben und wird deshalb homogen. Durch das Erscheinen des Fettes erhält das Vorknorpelgewebe schon teilweise ein verändertes Aussehen, so dass man geneigt sein könnte es als eine besondere Abart dieser Gewebsgruppe aufzufassen; nur die Übergange zu wirklichen nicht veränderten Gewebspartien und zum Knorpelgewebe belehren uns davon, dass es doch in die Reihe der Vorknorpelgewebe gehört; wenigstens solange sich in seinen Zellen das Fett nicht allzu stark entwickelt hat.

Das bisher meistens besprochene hierher gehörende modifizierte Vorknorpelgewebe ist das periaxiale Gewebe der Schwanzflosse von Petromyzon. Da die allgemeinen Verhältnisse desselben, seine Topographie etc. in der Litteratur schon eine ausführliche Beschreibung erfahren haben (vergl. Schaffer, 1896 b S. 651 ff., Studnička, 1897, S. 630) werden wir hier nur auf

[1]) Nur da können sich unter Umständen die Vorknorpelzellen der Myxine in Knorpelzellen umbilden, wo das Gewebe einen einigermassen primitiven Charakter behält, solche Partien findet man z. B. in der Umgebung des Sesamknorpels des Retractor linguae und an vielen anderen Stellen. Meistens handelt es sich da um Bildung von vereinzelten Knorpelzellen und nicht zusammenhängender Knorpelpartien (vergl. Kap. VI der vorliegenden Arbeit).

seine histologischen Verhältnisse eingehen. Neue Thatsachen werden wir, da die Sache schon genügend bekannt ist, nicht bringen, nur einige strittige Fragen werden wir zu erklären versuchen. Damit man die Struktur des periaxialen Gewebes gut verstehen lernt, muss man dasselbe [1]) in verschiedenen Partien des Körpers untersuchen und zwar von der distalsten Partie der Schwanzflosse angefangen bis in die vorderen Köıperpartien.

In der distalsten Partie der Schwanzflosse kommt dorsal vom Rückenmarke, da wo vorne das betreffende fetthaltige Gewebe anzutreffen ist, ein Vorknorpelgewebe, das sich von denen anderer Körperpartien nur höchstens durch sein nicht vollkommen homogenes Protoplasma unterscheidet, sonst ebenso aus verhältnismässig grossen, dicht liegenden Zellen gebaut wird. Eine Abbildung dieses Gewebes liefert neuestens in seiner Arbeit 1901 c) Schaffer (Taf. VIII, Fig. 16) und zwar von jungen Ammocöten von der Länge 4·5 cm. Aus diesem Gewebe bildet sich nun das Knorpelgewebe, wie das auch an der citierten Abbildung dargestellt wird, ohne jede weiteren Umstände durch direkte Umbildung der einzelnen Zellen, die also den vollen Wert von Vorknorpelzellen haben. Wenn wir das hier erwähnte Gewebe weiter nach vorne in der Schwanzflosse verfolgen, so finden wir, dass seine Zellen schon nicht mehr alle gleichartig sind. Man sieht zwischen den auch hier noch überwiegenden Vorknorpelzellen einzelne Zellen, die in ihrem Protoplasma Fett und zwar in einer grösseren oder geringeren Menge aufgelagert haben und deren Körper sich dadurch erheblich vergrössert haben. In noch mehr nach vorne befindlichen Partien finden wir, dass solche Fett enthaltende Zellen sogar über den im Vergleiche zu ihnen kleinen Vorknorpelzellen überwiegen und noch weiter, in der vorderen Partie der Schwanzflosse, sowie im übrigen Körper des Tieres ist fast das ganze Gewebe aus diesen umgewandelten Zellen gebildet und die indifferent sich verhaltenden Zellen, die

[1]) Wie wir darauf zuerst aufmerksam gemacht haben (1898).

eigentlichen Vorknorpelzellen sind hier zwischen den grossen Fettzellen wie eingeklemmt und sind da kleiner als wir sie in der distalen Partie der Schwanzflosse gefunden haben, in der That sind das auch keine indifferente Zellen mehr, sie beteiligen sich vielmehr stark an dem Bilden der bindegewebigen Züge, die in allen Richtungen dann das Gewebe durchlaufen. Sie haben auch schon nicht mehr das Aussehen von Vorknorpelzellen, sondern nehmen allmählich dasjenige der Bindegewebszellen an. Kurz gesagt, das Gewebe, das sich von hinten nach vorne immer mehr in ein Fettgewebe spezialisiert, verliert allmählich alle Eigenschaften, die es früher mit dem Vorknorpelgewebe gemeinschaftlich gehabt hat und man kann es in den vorderen Körperpartien mit vollem Rechte als eine Art von Fettgewebe bezeichnen. Schaffer nennt es wirklich auch mit dem Namen „epi- und parachordales Fettgewebe“[1]).

Auf allen Stellen des Körpers bilden sich in dem periaxialen Gewebe bestimmte Knorpelpartien. In der Schwanzflosse sind es die Flossenstrahlen, die aus diesem Gewebe an ihren unteren Enden einen Zuwachs erhalten, in den vorderen Körperpartien sind es die oberen sowie unteren Bogen, die zum Teil in diesem Gewebe (nicht aus ihm[2])) entstehen.

Was die bei der Knorpelbildung an den einzelnen Stellen bemerkbaren Prozesse betrifft, so können wir da etwa folgendes anführen. Zu der Zeit, als alle die Zellen noch den Wert von Vorknorpelzellen hatten, bildete sich das Knorpelgewebe durch eine

[1]) In unserer älteren Knorpelarbeit (1897), in der wir nicht genügend Unterschied zwischen dem Gewebe der vorderen Körperpartie und dem der Schwanzflosse machten, haben wir das Gewebe an beiden Stellen als ein „blasiges fetthaltiges Bindegewebe“ benannt. Die Genese des Knorpels haben wir nur an der letzteren Stelle studiert. Auf das Verhalten des Gewebes in der distalsten Schwanzspitze machten wir erst in unserer zweiten Arbeit (1898, S. 457) aufmerksam. Unsere diesbezüglichen Angaben fanden neuestens von Schaffer (1901 c) in der Hauptsache eine Bestätigung.

[2]) Wie das früher von uns und seinerzeit schon von Gegenbauer angenommen wurde.

einfache Umwandlung der ersteren in Knorpelzellen, wie wir das schon erwähnt haben. Etwas verschieden stellen sich die Verhältnisse sobald in den einzelnen Zellen Fett ausgeschieden wird und diese sich auffallend vergrössern, während die übrigen Zellen den Wert von Vorknorpelzellen noch behalten haben und wie solche also auch ziemlich gross sind[1]). Was ein solches Stadium betrifft, so ergeben sich da Unterschiede zwischen der Auffassung von uns und der jetzigen von Schaffer, die sich etwa auf folgende Weise formulieren lassen: Während Schaffer annimmt, dass die einmal Fett enthaltenden Zellen schon nicht mehr fähig sind sich in Knorpelzellen umzubilden, so dass also die Knorpelbildung ausschliesslich von seiten der fettfreien Vorknorpelzellen ausgehen würde, waren wir der Meinung, dass auch die übrigen Zellen, solange sie noch nicht zu viel Fett in ihren Körpern aufgelagert haben und dadurch nicht zu stark erschöpft sind, sich in Knorpelzellen umbilden können, und zwar schliessen wir dies auf Grundlage der von uns gefundenen Übergänge zwischen den etwas Fett enthaltenden Zellen und den jungen Knorpelzellen. Diejenigen Zellen, die sich schon vollständig in Fettzellen umgewandelt haben, beteiligen sich jedenfalls an der Knorpelbildung nicht und werden in den Knorpel nur passiv eingeschlossen (unsere Abh., 1898, S. 457). Während wir also nur die grössten Zellen in den Knorpel passiv eingeschlossen sein lassen, würden nach Schaffer überall die Fett enthaltenden Zellen durch die nur von den eigentlichen etwas kleineren Vorknorpelzellen produzierte Knorpelsubstanz umflossen und sie hätten

1) Dies sind eben jene Zellen, die wir in unserer Abh. 1898, S. 456 gemeint haben: „Die allmählichen Übergänge der ziemlich grossen Zellen dieser Gewebe zu den Knorpelzellen sieht man so deutlich, dass es überhaupt nicht möglich ist daran zu denken, dass sich hier der Knorpel auf eine andere Weise nur aus besonderen kleinen Bildungszellen (die man da nicht sieht) bilden sollte.“ Dass zwischen solchen „ziemlich grossen“ Zellen (die von den eigentlichen Fettzellen verschieden sind) und den Knorpelzellen nicht grosse Unterschiede bestehen, zeigt z. B. die Fig. 18, Taf. VIII in der letzten Arbeit von Schaffer.

auf diese Weise ihre Knorpelkapseln, sowie das ganze Aussehen von Knorpelzellen nur passiv erhalten[1]). Was diese Kontroverse betrifft, so erlauben wir uns da zu bemerken, dass wir in dem periaxialen Bindegewebe der Schwanzflosse, solange dasselbe nicht durch Fettbildung zu stark modifiziert wird, an einigen Stellen wirklich deutliche Übergänge von Fett enthaltenden etwas vergrösserten Vorknorpelzellen zu Knorpelzellen beobachten können, wie wir solche auch in unserer Fig. 13, Tafel XXX (1897) dargestellt haben. Neben solchen kann man wieder an anderen Stellen ziemlich grosse Unterschiede zwischen den beiderlei Zellen bemerken und man könnte, wenn man die letzteren Stellen ausschliesslich berücksichtigen würde, dann der Meinung sein, dass es sich da in den Fett enthaltende Zellen und den Knorpelzellen um zwei voneinander scharf getrennte Zellentypen handelt. Einen derartigen Fall hat in seiner letzten Abhandlung wieder Schaffer abgebildet (1901c, Taf. VIII, Fig. 20 und 22). Da die gerade citierten Abbildungen Schaffers nicht in Farben ausgeführt sind, kann man nach ihnen nicht beurteilen, welche von den Zellen schon eine basophile Hülle haben und welche nicht, wie das bei unseren Abbildungen der Fall ist. Soviel lässt sich an der betreffenden Partie des Gewebes immer mit Sicherheit feststellen, dass da die sog. „indifferenten“ Vorknorpelzellen auf der einen Seite in fetthaltige Zellen (die jedoch nur in den selteneren Fällen das Aussehen von wirklichen Fettzellen haben) auf der anderen Seite wieder in Knorpelzellen sich verwandeln, und dass man neben diesen Übergängen weiter noch solche zwischen beiden differenzierten Zellarten vorfinden kann. Es ist unserer Ansicht nach nicht notwendig, diese in jedem Falle auf die von Schaffer angedeutete Weise zu erklären, wir sind vollkommen davon über-

[1]) Besondere Unterscheidungsmerkmale zwischen den ausgeschiedenen und den durch passive Umfliessung der Zellkörper der fetthaltigen Zellen entstandenen Knorpelkapseln lassen sich nicht bemerken und so würde man nur an das allgemeine Verhalten der betreffenden Gewebepartien angewiesen.

zeugt, dass die etwas Fett enthaltenden Zellen sich ebensogut in Knorpelzellen umbilden können, wie wieder umgekehrt die jungen Knorpelzellen in ihrem Inneren Fett ablagern können. Alle diese Übergänge, durch welche die Verhältnisse ungemein kompliziert werden, findet man da, wo das modifizierte Vorknorpelgewebe an einen Knorpel grenzt und zwar an vollkommen schon erwachsenen Exemplaren, wo der Zuwachs des Knorpels schon nicht so intensiv ist. Wenn man jetzt hie und da sogar auch einige der stark fetthaltigen grossen Zellen auf ihrer Oberfläche mit einer dünnen Knorpelkapsel bedeckt, vorfindet, so muss dies noch nicht gleich bedeuten, dass sich die betreffenden Zellen in jedem Falle auch in Knorpelzellen verwandeln werden, sondern es handelt sich da um definitive Zustände[1]).

Fetthaltige Zellen und indifferente Zellen, oder, wie wir die letzteren lieber bezeichnen würden, die Vorknorpelzellen, kann man nur im periaxialen Gewebe der distalen Partie der Schwanzflosse finden; mehr nach vorne zu findet man, wie gesagt wurde, nur Fettzellen und Bindegewebszellen. Der Knorpel (die neuralen Bogen der primitiven Wirbelsäule) bildet sich bei Petromyzon an dieser Stelle erst während der Metamorphose. Er bildet

[1]) Von den gerade besprochenen Umständen abgesehen decken sich jetzt unsere Ansichten von der Knorpelbildung im Gebiete der Schwanzflosse mit denen Schaffers vollkommen. In unserer im Jahre 1898 erschienenen Publikation haben wir uns über die Knorpelbildung aus Vorknorpelgewebe und aus dem periaxialen Gewebe der Schwanzflosse in folgender Weise ausgesprochen: „Wenn diese Gewebe noch auf einer primitiveren Stufe ihrer Organisation verbleiben, so kann sich aus ihren Zellen der Knorpel direkt entwickeln; sonst sehen wir hie und da noch indifferente Zellen darin, die dann allein sich zu vermehren und die Knorpelsubstanz auszuscheiden fähig sind (l. c. S. 459). Schaffer formuliert in seiner neuesten Arbeit (1901c, S. 166) die Sache auf eine ganz ähnliche Weise: „Das periaxiale Stützgewebe stellt im Bereiche der Schwanzflosse eine eigentümliche Form des vesikulösen Stützgewebes dar. Seine Zellen sind teils mit den Vorknorpelzellen identisch und wandeln sich dann (im distalsten Teile der Schwanzflosse) unmittelbar in Knorpelzellen um; teils differenzieren sie sich zu membranlosen, hyalinen, fetthaltigen Zellen, zwischen denen ein membranös-faseriges Zwischengewebe auftritt, in dem indifferente Zellen erhalten bleiben."

sich, wie aus den Untersuchungen Schaffers, welcher dies an günstigen Entwickelungsstadien untersuchen konnte, hervorgeht, auf die Weise, dass sich die da erscheinenden kleinen, wie er meint, indifferenten Zellen massenhaft vermehren[1], grösser werden und, nachdem sie sich in Knorpelzellen umzubilden beginnen an den betreffenden Stellen, wo sich der Knorpel bildet, die bisher passiv sich verhaltende Fettzellen vollständig verdrängen. Wie man daraus sieht, hat dieser Modus der Knorpelbildung schon mit der Bildungsweise des Knorpelgewebes aus den einfacheren Vorknorpeln nichts gemeinschaftlich. Es ist eben das Gewebe, in dem diese Vorgänge vor sich zu gehen pflegen, vom Vorknorpel schon sehr entfernt.

Wie aus unserer ganzen Schilderung hervorgeht, ist der Namen „Vorknorpel", den wir zur Benennung des uns hier interessierenden Gewebes gewählt haben, nicht gerade unpassend. Es könnten da jedenfalls die am meisten differenzierten Formen dieses Gewebes und diejenigen, in denen die oben erwähnten zweierlei Zellenarten vorkommen, gewisse Schwierigkeiten verursachen; doch solche Gewebe sind mit den übrigen durch Übergänge so innig verbunden, dass man sich wirklich nicht dazu entschliessen kann, sie für ein besonderes Gewebe

[1]) Was das von Schaffer (1896b) angenommene Einwandern von kleinen indifferenten Zellen betrifft, so glauben wir nicht, dass auf diese Weise die von ihm gesehenen Bilder auch richtig gedeutet wären. Obzwar wir selbst in Metamorphose sich befindende Ammocöten nicht in dieser Beziehung untersucht haben und nicht auf Grundlage eigener Erfahrungen über die Sache sprechen können, scheint es uns doch viel wahrscheinlicher zu sein, dass die chondroblastischen Zellen nicht erst in das Fettgewebe einwandern brauchen, sondern das alle durch eine starke und rapide, an Vorgänge bei der Entzündung der Gewebe erinnernde Vermehrung der an Ort und Stelle zwischen den Fettzellen sich befindenden kleinen Bindegewebszellen entstehen. Schaffer selbst redet in seiner neuesten Arbeit bei der Besprechung der Verhältnisse in der Schwanzflosse nichts von irgend einer Einwanderung von Zellen; er nimmt im Gegenteil die Umbildung von ruhig liegenden Vorknorpelzellen in Knorpelzellen an. Es scheint nicht gerade wahrscheinlich zu sein, dass in der betreffenden Beziehung irgend welche prinzipiellen Unterschiede zwischen der Schwanzflosse und den vorderen Körperpartien bestehen würden.

erklären und vielleicht mit einem anderen Namen als die primitiveren Formen des Gewebes zu bezeichnen. Wir machten übrigens oben auch darauf aufmerksam, dass gerade die hier vorkommenden zweierlei Zellarten, wenn nicht in entwickelten Knorpeln, so wenigstens in gewissen Stadien der Chondrogenese ihre Analoga finden und auf diese Weise keine Eigentümlichkeit des Vorknorpels vorstellen. Es ist uns weiter nachzuweisen gelungen, dass das von uns als „Vorknorpel" benannte Gewebe, was seine Bauweise betrifft, manchmal vollkommen dem unter diesem Namen bekannten Übergangsstadium der Chondrogenese entspricht und in vielen Fällen sogar selbst noch die Bedeutung eines chondrogenetischen Gewebes hat, da seine Zellen das Vermögen haben, in Knorpelzellen zu übergehen. Auch von dieser Seite betrachtet ist es wirklich ein „vorknorpeliges" Gewebe. Dass wir da die Anwendung eines und desselben Namens zur Bezeichnung einerseits eines histogenetischen Übergangsstadiums, andererseits eines bleibenden Gewebes voranschlagen, kann auf den ersten Blick etwas befremdend erscheinen, doch wenn man die Sache etwas näher erwägt, so muss man doch anerkennen, dass so etwas keinesfalls unerlaubt ist. Missverständnisse können da nicht entstehen und um solche überhaupt zu verhüten, können wir da, wo es nötig ist, wie wir das schon gethan haben, von einem „Vorknorpelstadium" resp. von einem „Vorknorpelgewebe" reden.

Der Namen „Vorknorpel" wurde, wie wir schon sagten, zuerst von Strasser für ein bestimmtes Stadium der Chondrogenese angewendet. Andere Forscher benutzten ihn, wie wir das schon erwähnt haben, in der darauffolgenden Zeit zur Benennung verschiedener anderen Sachen. Wir selbst wollen den Namen in seiner ursprünglichen Bedeutung, die ihm von Strasser gegeben wurde, behalten und die daran sich knüpfende Definition nur auf die von uns näher angegebene Weise erweitern.

Wie wir das oben schon erwähnt, wurde der Name „Vorknorpel“ von uns in dem Sinne, wie wir ihn jetzt anwenden, schon in einer unserer älteren Arbeiten (1897) benützt. Gegen diese Anwendung hat sich in der darauffolgenden Zeit Schaffer gewendet (1897, S. 184, 1901c, S. 138). Von anderen Umständen abgesehen schien ihm der Gebrauch eines für histogenetische Übergangsstadien geschaffenen Namen für ein bleibendes Gewebe etwas unpassend zu sein und er schlägt daher für die Benennung des betreffenden Gewebes den Namen „vesikulöses Stützgewebe“ vor (1897, S. 184). Wenn man bedenkt, dass der genannte Forscher dabei einige hoch differenzierte Formen unseres Gewebes, solche, die neben den grossen Zellen auch die kleinen enthält, im Sinne hatte, wird man sich wegen dieser Abneigung betreffend des von uns vorgeschlagenen Namens gar nicht wundern können, obzwar gerade dieser Autor an einer anderen Stelle (1897, S. 185) die grossen Analogien mit den einfachsten Formen des „echten Knorpels“ hervorhebt. Was den von Schaffer vorgeschlagenen Namen betrifft, so ist nicht zu bezweifeln, dass er zur Benennung der hochstehenden Vorknorpelformen[1]) mit ihren zweierlei Zellen zwar ausgezeichnet passen würde, dass er sich dagegen für ein einfaches Vorknorpelgewebe nicht mit Vorteil anwenden lässt. Dieser Name sagt zwar etwas über die Form der Zellen, doch über die eigentliche Bauweise und Verwandtschaftsbeziehungen sagt er nichts aus. Auch wäre seine Anwendung dort, wo das Gewebe nicht als „Stützgewebe“, sondern als ein „Füllgewebe“ auftritt, nicht gut am Platze. Auch in dieser Beziehung sollte dem von uns vorgeschlagenen der Vorzug gegeben werden.

[1]) So z. B. gewisser „sesamschen“ Vorknorpel.

III. Bemerkungen über das Verhalten der kollagenen und elastischen Fasern im Vorknorpelgewebe und in einigen Ligamenten.

Im vorangehenden Kapitel dieser Arbeit haben wir darauf aufmerksam gemacht, dass die kollagenen sowie die elastischen Fasern in verschiedenen Arten des Vorknorpelgewebes eine grosse Verbreitung haben. Wir haben dortselbst bereits auch schon eine Reihe von diese betreffenden Einzelheiten angeführt; wenn wir daher jetzt noch einmal auf sie zurückkommen, so geschieht dies deshalb, da wir ihr eigentliches Verhalten zu den einzelnen Zellen des Gewebes näher beleuchten wollen. Es soll hier hauptsächlich die Frage besprochen werden, ob sich aus dem gegenseitigen Verhalten der Zellen und Fasern im fertigen Gewebe wenigstens etwas über die Genese der faserigen Gebilde schliessen lässt. Zum Zwecke eines Vergleiches mit den im Vorknorpel vorzufindenden Verhältnissen wollen wir hier endlich auch auf die Struktur eines anderen Gewebes, in dem die Fasern und zwar die elastischen Fasern eine sehr wichtige Rolle spielen, auf die eines wirklichen elastischen Bandes aufmerksam machen.

Um die Art und Weise, auf welche sich die kollagenen und elastischen Fasern im Tierkörper bilden und welche ihre Beziehungen zu den Zellen sind, wurde ein lange währender Kampf geführt, der sich erst in der allerneuesten Zeit seiner definitiven Beendigung zu nähern scheint. Wenn wir da von den Anschauungen der älteren Forscher, die z. B. nach dem Vorgange von Henle in den elastischen Fasern Derivate der Kerne sehen wollten und dieselben auch direkt mit dem Namen „Kernfasern“ benannt haben, absehen, so müssen wir da zwei wesentlich voneinander verschiedene Anschauungsweisen verzeichnen, deren jede noch unlängst ihre Vertreter fand Die elastischen Fasern würden uns nach der einen von ihnen direkte Produkte des

Protoplasmas jener Zellen, zwischen denen sie sich noch im definitiven Zustande befinden, vorstellen und zwar würden das hauptsächlich die peripheren Partien der Zellkörper (Exoplasma) sein, die an der Bildung der Fasern hauptsächlich sich beteiligen. Der zweiten Anschauungsweise zufolge hätten die elastischen Fasern vom Anfang an mit dem Protoplasma der Zellen direkt nichts zu thun, sondern das, was ihnen der Ursprung gäbe, wäre die zwischen den Zellen vorhandene Intercellularsubstanz. Dieselben zwei Deutungsweisen wie betreffend der elastischen Fasern wurden auch betreffend der Genese der kollagenen Fibrillen ausgesprochen.

In der früheren Zeit wurde die zweite der von uns als verschieden dargestellten Bildungsweisen meistens angenommen: zuletzt wurde sie, was die kollagenen Fibrillen betrifft, noch im Jahre 1895 verteidigt und zwar war das Merkel, der angab, dass im Schleimgewebe einer Nabelschnur die kollagenen Fasern von Anfang an zwischen den Zellen in der Grundsubstanz liegen, und dass man in dieser letzteren höchst wahrscheinlich ihren Ursprung suchen muss. An ähnlichen Objekten, Nabelschnur und daneben noch am Bindegewebe der Amphibienlarven versuchte in der darauffolgenden Zeit Flemming (1897) dieselbe Frage zu lösen. Wie sich dieser Forscher davon überzeugen konnte, liegen die sich bildenden Fasern, wie das Merkel richtig beobachtet hat, wirklich zwischen den einzelnen Zellen, aber trotzdem entstehen sie nicht aus der Grundsubstanz. Es ist Flemming nachzuweisen gelungen, dass sich zwischen den einzelnen Zellen ein feines protoplasmatisches Netz befindet, in welchem die Fasern entstehen. Ihr Ursprung ist also, trotzdem sie sich vom Anfang an zwischen den einzelnen Zellkörpern befinden, doch immer im Protoplasma zu suchen. Ebenfalls zu Gunsten der zweiten Erklärungsweise haben sich in ihren Arbeiten in Beziehung auf die kollagenen Fibrillen Spuler (1896), auf die elastischen Fasern Gardner (1897) und

neuestens Loisel (1897) ausgesprochen. Besonders die interessanten Ergebnisse der Untersuchungen Loisels verdienen hier eine nähere Besprechung. Dieser Autor untersuchte näher die Genese des Ligamentum nuchae der Säugetiere und das Ligamentum longitudinale superius der Selachier. Er findet, dass sich an der Stelle, wo sich das elastische Gewebe bilden soll, zuerst zusammenhängende Plasmaschichten, in denen die einzelnen Kerne scheinbar unregelmässig eingelagert sind, vorfinden. Nur teilweise sind da durch in der Protoplasmaschichte auftretende Lücken die Grenzen der einzelnen Zellen angedeutet. Erst später differenzieren sich diese letzteren besser voneinander und das Gewebe bekommt, wie seine Abbildungen zeigen, etwa so ein Aussehen, wie das oben von uns beschriebene Mesenchymgewebe von Lophius. In einem solchen Entwickelungsstadium kann man nach Loisel schon zwei verschiedene Arten von Zellen unterscheiden. Die Zellen der einen Art, die Loisel „elastogene“ Zellen nennt, gehen an ihren Enden in zahlreiche feine Fasern über, die anderen, die „elastoblastischen“ Zellen laufen dagegen an beiden Enden in je einen feinen Fortsatz aus. Nun beobachtete der genannte Forscher, dass die Zellen der ersteren Art in ihrem Protoplasma zahlreiche elastische Fasern bilden und zwar so, dass da zuerst ganz feine Körnchen auftreten, die später zu ununterbrochenen Fasern zusammenfliessen. Nur die Mitte der Zellkörper bleibt bei diesem Prozesse, währenddem die ganze Peripherie zerfasert wird, unverändert erhalten. Im Unterschiede zu den „elastogenen“ ändern sich die „elastoblastischen“ Zellen in toto in elastische Fasern um und verlieren so den Wert von Zellen. Welches das gegenseitige Verhältnis dieser beiden Zellenarten ist, sagt Loisel zwar nicht, doch was uns betrifft, so würden wir in ihnen etwa Analoga der gewöhnlichen Knorpelzellen und der Intercalarzellen junger, eben in Bildung begriffener Knorpelgewebe erblicken, und wie bei diesen handelt es sich auch hier um ursprünglich dieselben Zellen, die in zwei verschiedenen

Richtungen sich differenziert haben. Ebenso wie sich die Intercalarzellen vollständig in Knorpelgrundsubstanz umbilden können, können sich die elastoblastischen Zellen vollständig in elastische Fasern umbilden; der Unterschied, der zwischen beiden Zellenarten besteht ist derjenige, dass bei der Umbildung der Intercalarzellen es sich, wie das Hansen (1899) zeigte, um die Bildung einer grossen Masse von Fibrillen aus dem Zellkörper der Zellen handelt, während eine elastoblastische Zelle, soweit wenigstens aus den Untersuchungen Loisels hervorgeht, einem einzigen elastischen Faden den Ursprung giebt. Gewöhnliche Knorpelzellen stellen uns jedenfalls vollständige Analoga der elastogenen Zellen dar; auch diese bilden, wie die ersteren, die Fibrillen nur an ihrer Peripherie (Hansen). Im allgemeinen genommen sind alle diese Einzelheiten nebensächlich. Das was für uns wichtig ist, ist der Umstand, dass in jedem der von Loisel hervorgehobenen Falle es sich um direkte Beteiligung des Protoplasmas bei der Bildung der Fasern handelt.

Aus den Untersuchungen Loisels sowie denen der beiden früher erwähnten Forscher geht deutlich hervor, dass diejenigen Zellen, die man zwischen den Zellen eines entwickelten elastischen Bandes vorfindet, dieselben sind, die ehemals seinen elastischen Fasern den Ursprung gegeben haben, dass aber nur eine gewisse wenn auch überwiegende Anzahl, nicht dagegen alle Fasern zu den Zellen, die wir in dem ersteren vorfinden, gehören (Loisel).

Wenn wir die gerade besprochenen Umstände damit, was wir im Vorknorpelgewebe finden, vergleichen, so ist da keine Ursache daran zu zweifeln, dass ebenfalls hier die Zellen, zwischen denen die kollagenen und elastischen Fasern da verlaufen (die Vorknorpelzellen), den letzteren seinerzeit den Ursprung gegeben haben. Von eben diesem Standpunkte werden wir in den folgenden Zeilen das Vorknorpelgewebe betrachten und werden suchen, noch weitere Belege zur Befestigung der Ansichten, die wir gerade ausgesprochen haben, zu bringen.

Auf den ersten Blick erscheint ein Vorknorpel zur Lösung der uns hier interessierenden Frage nach dem Ursprung der faserförmigen Gebilde sehr geeignet zu sein. Seine grossen Zellen liegen so dicht aneinander und eine Grundsubstanz ist da nur in einer ganz minimalen Menge vorhanden, sodass alles dafür zu sprechen scheint, dass es überhaupt nicht anders möglich ist, als dass die an den Zellgrenzen liegenden Fasern auch daselbst, also in loco (vergl. Taf. XXXVII/VIII, Fig. 11), und zwar durch direkte Umbildung des Protoplasmas der Zellen entstehen. Obzwar eine solche Beantwortung der Frage, wie wir das später unten zeigen werden, etwa der Wirklichkeit entsprechen würde, so lässt sich die Sache doch nicht so einfach, ohne jede Prüfung auf ihre Richtigkeit, annehmen.

Der zur näheren Untersuchung bestens sich eignende Fall, an dem sich das gegenseitige Verhalten der Zellen und der in Bündel vereinigten Fasern sehr gut beobachten liess, ist derjenige, den wir bei Cobitis fossilis gefunden haben. Wir meinen da die schon oben von uns an seiner Stelle erwähnten, den Tentakeln dieses Tieres (junge Exemplare!) zur Stütze dienenden Vorknorpelstücke, die Tentakularvorknorpel.

An sehr feinen Schnitten durch diese Vorknorpelstücke, die wir uns aus mit Sublimat gut fixiertem Material verfertigt haben, und die mit Delafieldschem Hämatoxylin gefärbt wurden, sah man die Bündel, um die es sich uns hier handelt, sehr deutlich. Sie liessen sich durch den genannten Farbstoff, wie dies an kollagenen Fasern niederer Tiere bekanntlich keine seltene Erscheinung ist, ziemlich intensiv färben, in ihnen verlaufen hie und da die elastischen Fasern. Davon, dass es sich da wirklich um elastische Fasern handelt, konnte man sich an zur Kontrolle mit Orcein nach Unna-Taenzer gefärbten Schnitten überzeugen[1]).

[1]) Es muss jedenfalls betont werden, dass die Färbbarkeit solcher Fasern keinenfalls besonders stark ist. Die Fig. 11 stellt nur die Bindegewebsbündel dar.

In der Mitte des Gewebes sieht man die kollagenen Bündel nur vereinzelt verlaufen, gegen die Peripherie zu liegen sie dagegen etwas dichter, so dass hier dadurch die eigentlichen Zellgrenzen undeutlich werden. Die Zellen nehmen auf der Peripherie, was ihre Grösse betrifft, rasch ab, und gehen in diejenigen der eigentlichen „Kapseln“ (Perichondrien) des Vorknorpelstückes über. Elastische Fasern kommen in diesen letzteren nur spärlich vor (vergl. Taf. XXXVII/VIII, Fig. 11).

Was die Anordnung der elastischen Fasern betrifft, so verlaufen dieselben sich an die kollagenen Bündel anschliessend quer durch die Vorknorpelstücke (senkrecht zu ihrer Längsrichtung) und verbinden so etwa das Perichondrium der einen Seite mit dem der anderen.

Die Bindegewebsbündel sind immer vollkommen drehrund, ziemlich dick und liegen an den Grenzen der einzelnen Zellen. Da diese, wie gesagt wurde, nur durch eine äusserst dünne Schichte einer Intercellularsubstanz, eine exoplasmatische Scheidewand, gebildet wird, so müssen sie, da sie in vielleicht jedem Falle dicker sind als diese Wand, in die einzelnen Protoplasmakörper der Zellen etwas eingedrückt sein. Nun bemerkt man, dass sie in der Regel nicht vollkommen symmetrisch an der Zellgrenze liegen. Sie sind immer in die eine der aneinander grenzenden Zellen mehr eingedrückt, und oft sieht man, dass sie mit der Intercellularwand sogar nur lose zusammenhängen und sonst (wenigstens stellenweise) vollkommen im Inneren der einen Zelle verlaufen (vgl. Taf. XXXVII/VIII, Fig. 11 unten). In noch anderen Fällen liegen sie schon ganz im Inneren der Zellen eingeschlossen und gelangen da in gewissen Fällen sogar bis in die unmittelbare Nähe des Zellkerns (vergl. unsere Fig. 12, Taf. XXXVII/VIII). Da wir alles dies an quer zu der Richtung der Fasern geführten Schnitten beobachten konnten, ist da eine Täuschung vollkommen ausgeschlossen.

Es kommt jetzt die Frage, ob man aus den Bildern, die

sich uns hier darstellen, wirklich auch direkt etwas über die genetischen Beziehungen der Fasern und Zellen schliessen darf. Wir sind der Ansicht, dass die Verhältnisse, mit denen man sich in unserem Gewebe begegnet, in der betreffenden Beziehung wirklich eine gewisse Wichtigkeit haben, nur muss man, ehe man ein Urteil über die Sache ausspricht, früher die Genese des Gewebes berücksichtigen.

Wie wir darauf in dem vorangehenden Kapitel aufmerksam gemacht haben, entwickeln sich die Vorknorpel aus primitiveren Geweben, und zwar in jedem Falle aus solchen, deren Zellen weiter voneinander liegen und die bereits neben den Zellen schon auch Fibrillen enthalten. Wenn man dies weiss, so kann man nicht anders, als annehmen, dass wenigstens ein Teil derselben kollagenen resp. elastischen Fasern, die man im Vorknorpelgewebe sieht, schon in jenem Stadium vorhanden waren, in dem das Gewebe noch aus locker liegenden Zellen bestand. Solche Fasern werden also wahrscheinlich erst später, nachdem die Zellen grösser werden und in den engen Verband des Vorknorpelgewebes gelangen, zwischen ihnen eingeklemmt. Nun würden die Fasern in den noch locker liegenden Zellen von ihnen unabhängig entstehen, so würde man sich solche Fälle, wie wir sie gerade vor uns haben, in denen es sich um drinnen in den einzelnen Zellkörpern liegende Fasern resp. Bündel handelt, sehr schwer erklären können; man müsste die Sache nur durch ein sekundäres Eindringen der Fasern in das Innere der einzelnen Zellen erklären. Im Gegenteil dazu ist, wenn man mit einer Reihe der Untersucher der Entwicklung der Gewebe annimmt, dass die Fasern auch am Anfang im Inneren oder an der Oberfläche der Zellen entstanden sind, eine Erklärung sehr leicht. In diesem Falle würden die Bilder, die wir im fertigen Vorknorpelgewebe sehen, nur das natürliche Verhalten der Fasern zu den einzelnen Zellkörpern zeigen und würden sie, vielleicht, da die Fasern, sowie die Zellen jetzt grösser geworden sind,

nur deutlicher sein als es früher der Fall war. Die Lage der Bündegewebsbündel im Innern der Zellkörper wäre demnach die natürliche. Diese würden aus den Zellkörpern ebenso entstanden sein, wie aus ihnen die intercellulären Scheidewände bei der Bildung des Vorknorpels entstanden sind. Man muss weiter noch einen anderen Umstand erwägen. Wenn wir auch annehmen, dass viele Fasern noch aus der Zeit stammen, wo die Vorknorpelzellen noch weiter voneinander lagen[1]), so ist es nicht wahrscheinlich, dass damals schon alle Fasern, denen wir später begegnen, vorhanden wären, viele derselben, wenn nicht gar die Mehrzahl bilden sich in dem durch Zellteilungen vergrössernden Gewebe erst später, und da ist es klar, dass es nicht die minimale Menge der Intercellularsubstanz, die übrigens „exoplasmatisch" ist, sondern nur das eigentliche Protoplasma sein kann, aus dem sie, (wenn auch nicht direkt, sondern durch Vermittelung der ersteren?) entstehen. Solche Fälle, wie wir sie oben verzeichnet haben, in denen die Fasern bis in der unmittelbaren Nähe der Kerne liegen, sind, wenn sie auch Ausnahmen vorstellen, doch immer als Beweise für den cellularen Ursprung der Fasern aufzufassen. Was die elastischen Fasern betrifft, so wären die Zellen des Vorknorpelgewebes, zwischen denen sie verlaufen, wie wir jetzt deutlich erkennen, vergrösserte „elastogene" Zellen im Sinne Loisels[2]).

Noch an eine Eigenschaft und zwar der elastischen Fasern

1) Ein solches Stadium finden wir, da uns die betreffenden jungen Stadien der Tiere fehlen, nicht bei diesem Vorknorpel, sondern bei dem Vorknorpel des Geruchsorganes desselben Tieres (Cobitis). Hier liegen bei den Exemplaren, an denen wir gerade die Tentakularvorknorpel untersucht haben, die Zellen weiter voneinander und zeichnen sich durch eine sternförmige Gestalt aus (das ganze Gewebe erinnert wirklich an einen Schleimknorpel); bei ganz alten Tieren dagegen nimmt diese Stelle ein Vorknorpel ein. Ob da auch bereits auch elastische Fasern vorkommen, liess sich nicht erkennen.

2) Ob es in dem Gewebe, aus dem der Vorknorpel ehemals entstanden ist, auch „Elastoblasten" gab und ob auf diese Weise einige der Fasern umgewandelte Zellen vorstellen, können wir natürlich nicht entscheiden. An der Sache würde dies schon nichts ändern.

wollen wir da aufmerksam machen. Was die elastischen Fasern betrifft, so laufen diese oft durch grosse Partien des Gewebes, umfangreiche Netze in diesem bildend. In unserer älteren Knorpelarbeit, in der Fig. 10 der Taf. XXXI haben wir solche Netze abgebildet. Bei der Betrachtung von solchen muss man einsehen, dass es unmöglich ist, dass die so langen Fasern oder ganzen Netze nur einzelnen Zellen ihren Ursprung verdanken könnten. Die Frage, die sich da ergiebt, ist dieselbe, mit der wir uns bereits einmal bei dem Besprechen der kollagenen Fasern beschäftigt haben. Es lässt sich gar nicht bezweifeln, dass an dem Ausbaue der einzelnen Fasern immer eine ganze Reihe von Zellen gearbeitet hat, vielleicht alle, mit denen sie im definitiven Zustande in Berührung stehen. Die einmal entwickelten elastischen Fasern stellen ebenso wie die kollagenen, trotz diesem ihrem Ursprunge schon vollkommen einheitliche Gebilde vor und sie verdienen jedenfalls neben den primären Elementarteilen des Tierkörpers als sekundäre Elementarteile bezeichnet zu werden. Wir machen da vorläufig auf diese Sache, zu der wir übrigens noch unten einmal zurückkehren werden, aufmerksam.

Der Leser der vorangehenden Abschnitte wird vielleicht an einer Stelle bemerkt haben, dass wir bei der bisherigen Beweisführung einen Beweis schuldig geblieben sind. Wir haben oben angenommen, dass wahrscheinlich eine Partie der kollagenen und elastischen Fasern, denen wir im Vorknorpelgewebe begegnen können, schon im entwickelten Zustande desselben, also an der Stelle, wo wir sie jetzt finden, entsteht, dass also nicht alle noch von dem primitiven Zustande des Vorknorpelgewebes, aus der Zeit, in der seine Zellen noch locker lagen, stammen. Diese Sache, auf die sich auch ein Teil unserer Ausführungen stützt, braucht näher nachgewiesen zu werden. Da dies an dem Objekte, mit dem wir uns bisher beschäftigt haben, nicht so leicht möglich ist, werden wir uns einem anderen zuwenden, an dem die Sache, um die es sich da handelt, wirklich sehr wahrscheinlich gemacht werden kann.

Das Gewebe, mit dem wir uns jetzt zu diesem Zwecke beschäftigen werden, ist schon kein Vorknorpel mehr, es ist das ein wirkliches elastisches Ligament der Wirbelsäule, das zufälligerweise mit dem Vorknorpel, wie wir ihn oben charakterisiert haben sowohl die Grösse der Zellen, wie auch ihre gegenseitige Lage und [1] den allgemeinen Habitus gemeinschaftlich hat. Während in ähnlichen Geweben sonst die Zellen weiter voneinander liegen und nur klein zu sein pflegen, liegen sie in unserem Falle dicht aneinander und sind an jenen jedenfalls nur seltenen Stellen, an denen die elastischen Fasern gerade fehlen, auch mittelst einfacher, ganz dünner Scheidewände voneinander abgetrennt. Der Unterschied zwischen diesem Gewebe und dem Vorknorpel besteht einerseits nur in der durch die Bestimmung des Gewebes bedingten kolossalen Menge der elastischen Fasern, im Vergleiche zu der immer nur spärlichen Verteilung derselben in anderen Geweben, anderseits ist die Anordnung dieser Fasern eine verschiedene. Im Vorknorpel war ihr Verlauf doch weniger regelmässig, hier dagegen laufen alle parallel miteinander und mit der Längsrichtung des ganzen Bandes[2]. An den Querschnitten des Bandes, besonders an solchen Stellen, wo die elastischen Fasern etwas spärlicher sind oder sogar von ihnen freie Partien vorkommen, ist die Ähnlichkeit zu einem Vorknorpel, wirklich auffallend, wie das auch der Vergleich unserer Fig. 12, Taf. XXXVII/VIII und Fig. 13 und 14 derselben Tafel beweist. Man könnte sich ein solches Gewebe aus einem nur elastische Fasern enthaltendem Vorknorpel etwa als auf eine solche Weise entstanden denken, dass dieselben in ihm stark zunehmen und in der Längsrichtung des Gewebes sich ordnen würden. In der That ist jedoch trotz alledem die Genese des Gewebes eine andere und die Ähnlichkeit beider Gewebearten nur zufällig. Das Ligament, um das es sich

1) Wenigstens an Querschnitten.

2) Wo sie im Vorknorpelgewebe etwas regelmässiger angeordnet sind, verlaufen sie, wie wir oben gesagt haben, in der Regel quer auf die Längsrichtung der sie enthaltenden Gewebspartie.

hier handelt, hat seinerzeit Loisel als Objekt zu seinen Untersuchungen über die Genese der elastischen Fasern gedient. Dieser Forscher hat zwar eine andere Tierform als wir untersucht, doch die Unterschiede in den allerersten Stadien werden nicht so gross sein, dass wir seine Angaben hier nicht benützen könnten. Er hat gefunden, dass an jener Stelle, wo später das Ligament erscheint, eine im ganzen zusammenhängende Plasmaschicht vorkommt, in der die Zellen sich erst allmählich differenzieren. Es entsteht, wie das seine Bilder zeigen, ein Gewebe, dessen Zellen etwa sternförmig sind und mittelst Fortsätze mit einander zusammenhängen. In diesem Stadium entstehen nun die elastischen Fasern. Während ein Teil der Zellen seinen Befunden zufolge als elastoblastische Zellen direkt zu Grunde geht, bleiben die übrigen Zellen an ihrer Stelle und indem sie, wie das der definitive, von Loisel schon nicht mehr näher beschriebene in unserem Falle jedoch deutliche Zustand lehrt, werden sie allmählich grösser, so dass sie sich am Ende, wie wir das am entwickelten Gewebe sehen, berühren. Die Protoplasmaverbindungen zwischen ihnen, mittelst welcher sie früher im Zusammenhange waren, werden, wie das immer bei einer solchen Gelegenheit zu bemerken ist, unterbrochen, und an ihrer Stelle, sowie überhaupt zwischen den Zellen, da wo es nur möglich ist, erscheinen dünne Scheidewände. Wir sagen: da wo es nur möglich ist, denn die in dem früheren Stadium gebildeten elastischen Fasern liegen jetzt so dicht an den Oberflächen der einzelnen Zellen, dass sie als diese grösser geworden sind und näher aneinander rücken, selbst die Zellen voneinander trennen und andere Scheidewände meistens überflüssig machen. (Vgl. die schematische Abbildung Taf. XXXVII VIII, Fig. 14). Jedenfalls fehlt eine Intercellularsubstanz auch hier nicht, sie befindet sich aber zwischen den einzelnen Fasern und verkittet diese untereinander. Diese Substanz entspricht der Substanz der Scheidewände anderer Gewebe und ist nichts anderes als ein Exoplasma.

Ein so gebautes elastisches Ligament, wie wir es gerade beschrieben haben, finden wir bei Anguilla fluviatilis und zwar handelt es sich da um das sog. Ligamentum dorsale superius des Rückgrates dieses Tieres (Taf. XXXVII VIII, Fig. 13). Loisel untersuchte seinerzeit dasselbe Ligamentum bei Galeus canis. Dieses Ligament, das sich an der Stelle befindet, wo sich die beiderseitigen Neuralbogen vereinigen, kommt bei allen Fischen vor, doch nirgends lässt sich seine Struktur so bequem untersuchen wie eben beim Aale; anderswo, so um ein Beispiel zu nennen, bei Acipenser, sind seine Zellen nur klein und die Struktur nur schwer verständlich. Ebenfalls ist es bei Selachiern zu histologischen Untersuchungen keinenfalls besonders günstig.

Wir haben oben bemerkt, dass sich die elastischen Fasern eines solchen Bandes bereits zu der Zeit, als dieser sich im embryonalen Zustande befand, bildeten. Nun wird das Band immer dicker, seine Zellen vermehren sich und die einmal in ihm enthaltenen, aus der embryonalen Zeit stammenden Fasern müssten auf diese Weise endlich sehr weit voneinander entfernt werden, wenn nicht an den Zellgrenzen fortwährend neue gebildet würden. Dass sie, wenn so etwas geschieht, nur aus dem Zellplasma direkt oder durch Vermittelung der dünnen übrigens auch (exo-) plasmatischen intercellularen Scheidewänden entstehen, ist einleuchtend. Es handelt sich nur darum, ob das Gewebe wirklich so wächst, dass seine Zellen sich weiter und weiter teilen, oder nur dadurch, dass immer neue und neue Schichten des das Ligament umgebenden Bindegewebes umgewandelt werden. Da die Zellen dieses letzteren Gewebes weiter voneinander liegen, so könnte da ein extracellularer Ursprung der Fasern nicht ausgeschlossen sein. Wenn wir um die Analogie uns umsehen, die uns andere Gewebe, so in erster Reihe das in dieser Beziehung genauer untersuchte Knorpelgewebe, liefern, so muss man als fast sicher annehmen, dass auch hier das Dickenwachstum des Bandes durch diese beiderlei Bildungsweisen, durch Teilung der

einmal schon vorhandenen Zellen und durch Umbildung der angrenzenden indifferenten Bindegewebszellen geschieht. Um wenigstens etwas über die Bildungsgeschichte des Ligaments, um das es sich da handelt, zu eruieren, haben wir junge Entwickelungsstadien derselben Tierform, die sog. „Montée“ in der betreffenden Richtung untersucht. Das Ligament ist hier schon vorhanden, obzwar es noch sehr dünn ist. Die Zellen haben schon dasselbe Aussehen und liegen ebenso dicht, und zwischen ihnen lassen sich die elastischen noch vollkommen dünnen Fasern ganz gut erkennen. Durch Orceinfärbung kann man sich schon da von ihrem Charakter als elastischen Fasern deutlich überzeugen. Wir wollten uns von der ungefähren Anzahl dieser Fasern in dem betreffenden Entwickelungsstadium überzeugen und da hat es sich ergeben, dass deren bei einem der untersuchten Exemplare auf dem Querschnitte im ganzen 200 bis 250 vorkommen. Diese Zahl ist verschwindend klein gegen die Tausende von Fasern, die man auf einem Querschnitte des Bandes bei einem erwachsenen Tiere zu sehen bekommt. Das Ligament der Larve ist von beiden Seiten und von unten von einer etwas dichteren Bindegewebeschicht umgeben; oben befindet sich in seiner unmittelbaren Nähe ein Lymphraum, so dass von dieser Seite ein Zuwachs nicht stattfinden kann.

Wenn nun das Ligament seit der larvalen Zeit nur an seiner Peripherie zunehmen würde, müsste man endlich in seinen innersten Zellen die ältesten erblicken, was sich gar nicht bemerken lässt; es lassen sich gar keine Unterschiede in dem Aussehen der inneren alten und der äusseren jungen Zellen resp. Fasern beobachten, das Gewebe ist überall gleichartig. Wenn es also, wie man sieht, auch da nicht möglich ist, die Sache durch direkte Beobachtungen zu entscheiden, so lässt es sich doch nach dem, was wir da angeführt haben, als ganz sicher annehmen, dass das Ligamentum durch Teilung seiner eigenen Zellen zunimmt und dass daher die grosse Masse der elastischen Fasern, denen man

in ihm später begegnet, zwischen den dicht liegenden Zellen, also aus ihrem Protoplasma entstanden ist.

Unsere Annahme steht auf diese Weise in vollkommener Übereinstimmung mit den Angaben von Gardner und Loisel, die sich auf aus locker liegenden Zellen bestehende Gewebe beziehen. Es ist kein Zweifel, dass die elastischen Fasern wirklich entweder direkt aus Protoplasma entstehen oder wenn nicht aus Protoplasma sensu str., so doch aus Exoplasma. Gerade auf diese letztere Weise werden sich einmal wahrscheinlich alle die Angaben über die extracellulare Entstehung der Fasern und die Divergenzen in den Ansichten der Forscher erklären lassen.

Von der Entstehung der Fasern muss man das weitere Wachstum derselben unterscheiden. Das eine ist wahr, dass nämlich die elastischen Fasern, wenn sie auch einmal vom Protoplasma ihren Ursprung genommen haben, in der darauffolgenden Zeit unabhängig von diesem wachsen können. Eine einmal gebildete elastische Faser kann man bekanntlich etwa mit einem Krystall vergleichen, wie dieser aus der Lösung, in der er liegt, fortwährend die zu seinem Wachstum nötige Substanz aufnimmt und sich vergrössert, ebenso zieht eine elastische Faser die zu ihrem Wachstum nötigen Substanzen an und wächst dadurch weiter. Die Sache ist wirklich sehr interessant und wichtig und würde noch nähere Untersuchungen verlangen.

Ein ausserordentlich schönes Beispiel dazu stellt die elastische Chordascheide der niederen Wirbeltiere. Obzwar sie ursprünglich in dem intimsten Zusammenhange mit den Zellen der Chorda dorsalis entstanden ist, wird sie in der darauffolgenden Zeit durch die unterdessen entwickelte fibröse Chordascheide vom Chordagewebe entfernt, und doch, trotz dieser Isolation folgt sie dem Wachstum der ganzen Chorda und wird auch immer dicker und dicker. Einige weitere Beispiele dazu geben die innen in der fibrösen Chordascheide in einigen Fällen (Petromyzon) vorkommenden elastischen Stränge. Obzwar ihr Ursprung

nicht anders als im Zusammenhange mit Zellen zu denken ist, so liegen sie in der fertigen Chordascheide weit von allen Zellen entfernt und wachsen trotzdem, wie es scheint, noch fortwährend. Es ist dies ein Verdienst Ebners, auf diese und analoge, die kollagenen Fibrillen betreffende Verhältnisse aufmerksam gemacht zu haben[1]).

IV. Das Chordagewebe und sein Verhältnis zum Knorpelgewebe.

In den Lehrbüchern der Histologie wird das Gewebe der Chorda dorsalis immer noch meistens nur als eine Art von Knorpelgewebe aufgefasst, und doch gehört dasselbe, wie das in der neueren Zeit nachgewiesen wurde, was seine Struktur betrifft, überhaupt nicht in die Reihe der Stützsubstanzen, sondern man muss ihm, wenn man seine Struktur beachtet, eine Stelle unter den Epithelien, aus denen es ja auch bekanntlich im Unterschiede zum Knorpel seinen Ursprung direkt genommen hat, einzuräumen[2]). Zur Charakteristik eines Knorpels gehört in erster Reihe eine Grund-, oder sagen wir hier lieber, Intercellularsubstanz, die, wenn sie auch manchmal in nur ganz dünnen Schichten vorhanden ist, doch immer auf eine ganz deutliche Weise die einzelnen Zellen voneinander trennt. Ein „Knorpel ohne Grundsubstanz", dessen Existenz früher vielfach angenommen wurde, kommt überhaupt nicht vor. Nun findet man im Chordagewebe in der That keine Substanz, die in voller Bedeutung des Wortes als „intercellular" bezeichnet werden könnte. Im Gegenteil sind die einzelnen Zellen desselben voneinander durch Lücken getrennt, und darin besteht eben der wesentlichste Unterschied zwischen den beiden Gewebsarten. Was diese Lücken betrifft, so handelt es sich da entweder um an der

1) Ebner in Zeitschr. f. wiss. Zoologie, (1896 b).

2) Vergleiche unsere Arbeit „Über das Gewebe der Chorda dorsalis u. s. w."

Grenze der Zellen dicht nebeneinander liegende kleine Vakuolen, oder, wenn solche untereinander verschmolzen sind, um kontinuierliche Intercellularlücken ganz derselben Art, wie man ihnen z. B. in der Epidermis begegnen kann. Das was von den meisten Autoren im Chordagewebe für eine „Intercellularsubstanz" oder, wie man sich auszudrücken pflegte, „intercellulare Scheidewände" gehalten wurde und was eben die Veranlassung zur Einreihung dieses Gewebes in die Reihe der Stützsubstanzen gegeben hat, sind in der That keine einheitlichen Scheidewände, sondern es handelt sich da nur um die dicht aneinander genäherten Zellmembranen (die „Exoplasmen") der einzelnen Zellen, zwischen welchen die engen Intercellularlücken früher nur übersehen wurden[1]. In den meisten Fällen sind die Exoplasmen der Chordazellen sehr dünn und überhaupt das ganze Plasma der Zelle samt ihnen ist durch die für Chordazellen so charakteristische, ihre Mitte einnehmende Vakuole zur Seite gedrückt[2]. Ebenfalls der Druck dieser Vakuole ist es, der es verursacht, dass die Intercellularlücken meistens nur ganz eng bleiben und so unserer Aufmerksamkeit leicht entgehen. Die beiden Exoplasmen scheinen in solchen Fällen ein Ganzes zu bilden[3]. Ein Chordagewebe mit stark vakuolisierten Zellen, wie wir es gerade charakterisiert haben, diente nun in der früheren Zeit in der Regel als ein Untersuchungsobjekt der Histologen; wir brauchen uns daher nicht zu wundern, dass sie uns dessen Bauweise auf die oben angegebene nicht richtige Weise erklärt haben.

Es war bis vor kurzer Zeit überhaupt das allein bekannte[4] und man war an das konstante Auftreten der Vakuolen so ge-

[1]) Vergleiche unsere Fig. 19, Taf. XXXIX/XL, oder Fig. 31 und 36, Taf. XLI/XLII.

[2]) Vergleiche unsere Fig. 33, Taf. XLI/XLII, nur das hier die Vakuole eigentlich nicht besonders gross ist.

[3]) Fig. 31, Taf. XLI/XLII rechts oben.

[4]) Wir geben in unseren Tafeln keine Abbildung von solchen Zellen, da wir deren Verhältnisse als bekannt voraussetzen. Vergl. z. B. Retzius, 1881.

wohnt, dass man sich wirklich keine Chordazelle ohne eine solche vorstellen konnte, und doch giebt es einen Typus von Chordazellen, in denen die Vakuolen eine ganz geringe Rolle spielen oder vollkommen fehlen, sodass sich die Zellen besser zu entwickeln vermögen (vgl. z. B. Taf. XLI/XLII, Fig. 36 oder 38). Solche Zellen sind nicht einmal selten, nur muss man die bisherigen Untersuchungsobjekte der Chordaforscher, das Chordagewebe der Ganoiden und das von Petromyzon verlassen und eher dasjenige der Teleostier berücksichtigen. Ebner, dem wir wichtige Beiträge zur Kenntnis der Chorda dorsalis aller Wirbeltiergruppen und darunter auch der Teleostier verdanken, hat zuerst (1896) auf die von ihm so genannten „epidermoiden" Chordazellen aufmerksam gemacht, die es ihm im Chordagewebe einiger Teleostier (Esox) zu finden gelungen ist. Er hat sie als „Stachelzellen" beschrieben, nur war er nicht vollkommen sicher über einige Einzelheiten ihres Baues, wie auch darüber, in welchem Verhältnis sie zu gewöhnlichen Chordazellen stehen. Wenn man sich jetzt mit der Histologie des Chordagewebes beschäftigen will, so muss man gerade solchen „epidermoiden" Chordazellen, die, wie wir seinerzeit nachweisen konnten (1897b, c), im Chordagewebe der Teleostier eine sehr grosse Verbreitung haben, die grösste Aufmerksamkeit widmen. Die eigentliche Struktur des Chordagewebes und dessen Verwandtschaft mit Epithelgewebe kann nur an dieser Gewebsart erkannt werden und erst nachdem man sie hier richtig erkannt hat, lernt man auch das vakuolisierte Chordagewebe zu verstehen.

In unseren Abhandlungen vom Jahre 1897 haben wir die Struktur eines solchen Chordagewebes zuerst ausführlicher beschrieben und haben damals auf die einzelnen Eigentümlichkeiten desselben aufmerksam gemacht[1]).

[1]) Durch weitere Untersuchungen ist es uns seit der Zeit der Publikation unserer älteren Chordaarbeit gelungen, überall, auch dort, wo das Chordagewebe nur ganz dünne intercellulare „Scheidewände" besitzt, wie z. B. unter anderem auch in der Chorda der Amphibienlarven bei einer genügenden Vergrösserung

Die Chordazellen, die hier in Betracht kommen, haben wirklich eine grosse Reihe von Einzelheiten mit dem Epithelgewebe gemeinschaftlich, so dass der für sie ursprünglich von Ebner vorgeschlagene Name „epidermoide" Chordazellen als vollkommen berechtigt erscheint. Dieselben Zellen sind auch noch, von einem anderen Standpunkte aus betrachtet, höchst interessant. Sie weisen eine ganze Reihe von Eigentümlichkeiten auf, die wieder nirgends anderswo als im Knorpelgewebe ihre Analogien finden können. Es ist ihr Studium aus diesem Grunde auch für das nähere Verständnis gewisser Erscheinungen in dem zuletzt genannten Gewebe, in erster Reihe derjenigen, die sich auf die Grundsubstanz desselben beziehen, von grosser Wichtigkeit. Die Behauptung, die wir gerade ausgesprochen haben, klingt vielleicht etwas unwahrscheinlich, doch es soll das eben die Aufgabe dieses Kapitels der vorliegenden Abhandlung sein, ihre Berechtigung an einzelnen Beispielen näher nachzuweisen.

Wie es durch an einer grossen Reihe von Tierformen ausgeführte Untersuchungen verschiedener Autoren nachgewiesen worden ist, besteht das Gewebe einer eben differenzierten Chorda dorsalis, sobald sich diese vom übrigen Entoderm gehörig abgetrennt hat, aus ziemlich grossen, und worauf wir hier einen besonderen Nachdruck geben, voneinander deutlich abgegrenzten Zellen[1]. Was ihre allgemeinen Verhältnisse betrifft, haben diese Zellen vollkommen den Charakter von Epithelzellen, wie man solchen in embryonalen Keimblättern zu begegnen pflegt und

---

die betreffende Struktur der vermutlichen Scheidewände zu entdecken. Nur in atrophierendem Gewebe verschmelzen die Zellmembranen miteinander.

[1]) Wir selbst untersuchten in dieser Beziehung das embryonale Chordagewebe bei Lophius und Petromyzon. Was die Litteratur betrifft, so vergleiche hauptsächlich die Arbeit von Klaatsch (1893). Neuestens, während sich dies im Drucke befand, ist uns durch die Freundlichkeit des Verfassers eine speziell mit dem embryonalen Chordagewebe sich beschäftigende Abhandlung zugekommen: Boeke, „Über die ersten Entwickelungsstadien der Chorda dorsalis." (Petrus Camper. Bd. I. 1902.)

wie solche hie und da auch in etwas späteren Entwickelungsstadien einzelne Epithelien zusammensetzen. Man kann von dem Chordagewebe voraussetzen, dass es am Anfange seiner Bildung kein syncytiales Entwickelungsstadium durchmacht. Auch während der ganzen folgenden Lebenszeit bleiben seine Zellen immer voneinander deutlich abgegrenzt.

Die Grenzen der embryonalen Chordazellen, deren Protoplasma bisher noch überall gleichartig ist und in denen die bekannten Vakuolen noch nicht erschienen sind, sind immer nur durch einfache, stärker färbbare Scheidewände (Grenzschichten), die den beiden aneinander grenzenden Zellen gemeinschaftlich sind, und die sich bisher mit keiner bemerkbaren Struktur aufweisen können, bezeichnet (vergl. Taf. XXXVII VIII, Fig. 15). Wir begegnen da im jungen Chordagewebe also wieder denselben einfachen Scheidewänden, wie wir solche bei der Chondrogenese im Vorknorpelstadium gefunden haben, und wie wir auf sie z. B. auch in der sich anlegenden Muskulatur aufmerksam gemacht haben; es sind das eben solche Scheidewände, wie wir sie auch anderswo, z. B. im Epithelgewebe beobachten können. Darauf eben beruht hauptsächlich die von uns oben hervorgehobene Ähnlichkeit des jungen Chordagewebes mit jungen Epithelgewebe. Sie kommen überall dort vor, wo die Zellen direkt aneinander grenzen und zwischen sich keine Intercellularlücken lassen. Ihr Auftreten auf der Grenze solcher Zellen ist leicht erklärlich; sonst würden die Zellen notwendigerweise miteinander zu einem Syncytium verschmelzen müssen. Wie wir darauf bei der Schilderung der Chondrogenese aufmerksam gemacht haben, ist es nicht zu bezweifeln, dass wir in den betreffenden intercellularen Scheidewänden mit verändertem Protoplasma, mit Protoplasmaverdichtungen und nicht vielleicht mit nach aussen ausgeschiedenen, dem Protoplasma fremden Intercellularsubstanzen etwas zu thun haben. Es handelt sich da um einheitliche, beiden Zellen gemeinschaftliche Exoplasmaschichten. Es kommt jetzt

die Frage danach, wo die ersten Anfänge dieser intercellulären Scheidewände zu suchen wären. Sie scheinen in ihren Anfängen jedenfalls, wie das auch Manille Ide in seinen Arbeiten, auf welche wir weiter unten näher eingehen werden, annimmt, auch mit der bei Zellteilungen entstehenden Zellplatte etwas zu thun haben. Wir können diese wichtige Frage leider nicht entscheiden, ebensowenig, wie das seinerzeit dem genannten Forscher möglich war, und es muss uns daher genügen, wenn wir vorläufig nur wenigstens die späteren Schicksale dieser Wände verfolgen. Etwas anders verhält es sich mit den intercellularen Strukturen der späteren Zellgenerationen, von denen später die Rede sein wird.

Die ersten Anfänge der Intercellularlücken und ihr Verhalten zu den oben erwähnten intercellularen Scheidewänden (intercellularen Protoplasmaverdichtungen) zu verfolgen, lässt sich, wie aus den folgenden Betrachtungen hervorgehen wird, sehr schwer: Das Chordagewebe ist, wie ein jedes andere, fortwährenden Veränderungen unterworfen, neue Zellen werden da gebildet, während alte, wie wir das unten näher beschreiben werden, zu Grunde gehen. Nun sind im Chordagewebe die Verhältnisse noch viel komplizierter als irgend anderswo. Da sich hier infolge ihrer Vakuolisation in der Regel nicht gewöhnliche Gewebszellen vermehren können, verdanken die neu und neu auftretenden Zellgenerationen in erster Reihe den an der Peripherie der Chorda in einer Schichte liegenden Chordaepithelzellen ihr Dasein. Auf diese Weise entsteht da nicht, wie das anderswo der Fall ist, die eine Zellgeneration ohne weiteres aus der anderen, sondern in der Regel aus der genannten Zellschicht; dasselbe gilt auch von den einzelnen Strukturen der Zellen oder von solchen Einrichtungen, wie es eben jene sind, um welche wir uns hier interessieren. Die Intercellularstrukturen des entwickelten Gewebes lassen sich also von denen der embryonalen Zellen nicht direkt ableiten; nur mit einer gewissen, jedenfalls nicht geringen Wahrscheinlichkeit kann man annehmen, dass die einen Strukturen

den anderen doch nicht vollkommen fremd sein können und dass diejenigen, denen wir im embryonalen Körper begegnen, doch, wenn auch im besonderem Sinne, als Vorläufer derjenigen entwickelter Gewebe aufzufassen sind[1]).

Nachdem wir uns die Schwierigkeiten, mit denen man da zu kämpfen hat, vergegenwärtigt haben, können wir, da derzeit nichts anderes möglich ist, die Entwickelungsgeschichte der Intercellularstrukturen nach der Aufeinanderfolge derselben, wie wir ihnen in verschieden altem Chordagewebe begegnen, verfolgen; ergiebig werden unsere Ausführungen durch die Befunde in dem in dieser Beziehung zugänglicheren Epithelgewebe gestützt. Die Verwandtschaftsbeziehungen dieser beiden Gewebe sind so nahe, dass man nicht zweifeln kann, dass solche Vergleiche ihre volle Berechtigung haben.

Als das Wahrscheinlichste betreffend die Entstehung der Intercellularlücken nehmen wir an, dass dieselben in der Mitte der intercellularen Protoplasmaverdichtungen oder der sog. Scheidewände (Grenzschichten) als eine Schichte kleiner Vakuolen auftreten (vgl. die Textfigur 1 S. 415). Soviel ist sicher, dass im embryonalen Gewebe die intercellularen Scheidewände der Lücken noch entbehren, und ebenfalls, dass bei Zellteilungen (im Epithelgewebe beobachtet), an den Zellgrenzen, früher ehe sich die Vakuolen zeigen, einheitliche Verdichtungsschichten vorhanden ist. Die Lücken treten, wie wir sehen, erst später und sekundär, und zwar erst zwischen den Chordazellen einer späteren Generation auf[2]).

1) Das, was die Frage, um die es sich da handelt, direkt entscheiden könnte, wäre die Untersuchung des Zellteilungsprozesses bei verschiedenen nacheinander folgenden Generationen von Zellen; wie schwer das wäre, erkennt man sogleich, wenn man bedenkt, wie überaus selten Zellteilungen oder deren Spuren im Chordagewebe sich beobachten lassen.

2) F. E. Schulze (1896b) giebt dies für das von ihm untersuchte Material (Epidermis der Amphibienlarven) an, es handelt sich da aber um eine allgemein verbreitete Erscheinung.

Die zweite Frage, diejenige nach dem gegenseitigen Verhalten der primitiven Scheidewände des Chordagewebes und der Zellmembranen (Exoplasmen) der einzelnen Zellen, lässt sich, wie aus dem von uns gerade Angeführten direkt hervorgeht, so zu beantworten, dass man annimmt, dass die letzteren durch die Spaltung der ersteren resultieren. Auf der Stelle der einheitlichen Protoplasmaverdichtung sehen wir jetzt auf der Oberfläche einer jeden der voneinander isolierten Zellen eine selbstständige Verdichtungsschichte, die mit der der benachbarten Zelle nur mittelst der zwischen einzelnen Vakuolen übrig gebliebenen Substanzpartien im Zusammenhang bleibt. Erst jetzt erscheint die Benennung „Exoplasma", die wir schon früher öfters benützt haben, als ein Gegensatz zu „Endoplasma" vollkommen berechtigt. Die Verhältnisse im Chordagewebe unterscheiden sich wie man sieht nicht viel von denen im Epithelgewebe.

In erster Reihe müssen hier die Epithelien der Körperoberfläche in Betracht kommen, die morphologisch dem Chordagewebe am nächsten stehen. Eben für diese wurden schon vor einer längeren Zeit von einem Forscher ganz ähnliche Entwickelungsstadien angenommen, wie in unserem Falle von uns. Es ist das Manille Ide, ein Schüler von Carnoy, der sich vor mehreren Jahren mit dem Studium dieser Frage beschäftigte, und darüber zwei Abhandlungen veröffentlicht hat (1888, 1889). Auch nach seiner Ansicht entstehen die Intercellularlücken durch Spaltung der ursprünglich einheitlichen intercellularen Scheidewände. Es bestehen jedoch auch und zwar nicht unwichtige Unterschiede zwischen seiner Auffassungsweise und der von uns. Ide sieht den Ursprung der Lücken nicht im Auftreten von zusammenhängenden Vakuolenschichten, wie wir das, indem wir in so vielen Fällen in vollkommen ausgebildeten Geweben solche Vakuolenschichten wirklich finden, annehmen. Seiner Ansicht nach würde sich die Scheidewand, seine primitive einfache Zell-

membran, vielmehr zwischen den Zellen in ihrem ganzen Bereiche auf einmal spalten und die Intercellularbrücken hätten danach vom Anfang an den Wert wirklicher fadenförmigen Brücken. Man kann übrigens noch weitere Unterschiede zwischen seinen und unseren Ansichten anführen. Es war uns z. B. niemals möglich etwas von einer retikulären Struktur der primären und der beiden durch ihre Teilung resultierenden sekundären Membranen zu finden wie Ide; immer scheint die primäre Scheidewand nur homogen zu sein. Auf diese Weise ist es uns auch nicht möglich, die Richtigkeit der weiteren auf diese Struktur sich beziehenden Ausführungen Ides anzunehmen[1]).

---

1) Manille Ide (1888, 1889) nimmt die Existenz einer Zellmembran auf der Oberfläche der einzelnen Zellen an; dieselbe soll sich mit einer bestimmten, und zwar retikulären Struktur ausweisen; von dieser Membran nun gehen die Brücken ab, sie mit derjenigen der benachbarten Zelle verbindend. „Chaque cellule est enveloppée d'une membrane; cette membrane est réticulée; des points d'entrecroisement de son réticulum partent des trabécules de la même nature, qui constituent des ponts.“ (1888, S. 417.) Die Brücken wären danach nichts anderes als Verbindungen zweier Zellmembranen und sie würden aus derselben Substanz gebaut, wie diese letzteren. Manille Ide geht in seiner Arbeit auch auf die Genese der Zellmembranen und der Intercellularbrücken ein. Er findet in den jungen Entwickelungstadien der Epithelien zwischen den einzelnen Zellen nur einfache Scheidewände, die sich später spalten sollen. Die Brücken entsprechen jenen Stellen, an denen sich nach seiner Ausdrucksweise die primitive Membran nicht gespaltet hat. „Ainsi la membrane, simple au début, qui entoure les jeunes cellules se clive plus tard en deux feuillets réticulés, c'est-à-dire en deux membranes véritables. Ce fait est très important; il constitue le meilleur argument en faveur de notre thèse: l'enveloppe réticulée et les ponts appartiennent à la membrane cellulaire. Les ponts doivent leur origine à la membrane primitive; ce sont des portions non clivées, séparées par des portions clivées.“ (l. c. S. 421.) Diese Auffassungsweise, wie sie da von Ide ausgesprochen wird, ist, was die Hauptsache betrifft, richtig, nur muss man noch darauf eingehen, was für eine Bedeutung jene Spaltung der Zellmembranen hat, dies wollen wir selbst später unten in einem besonderen Kapitel machen. Die Intercellularverbindungen wurden zu verschiedenen Zeiten auf verschiedene Weise gedeutet. Nach einer in der ersten Zeit und jetzt noch hauptsächlich verbreiteten Anschauungsweise hätten sie die Bedeutung von direkten Verbindungen der protoplasmatischen Zellkörper benachbarter Zellen, wobei man jedoch eher an das eigentliche Protoplasma (Endoplasma) dachte als an ein Exoplasma. Nach einer von Ramon y Cajal

Wie aus unseren Untersuchungen und den in der Hauptsache mit ihnen übereinstimmenden von Manille Ide hervorgeht, sind die Intercellularverbindungen, denen man in den genannten Gewebsarten begegnet, später entstanden. Immer geht ihnen eine einheitliche Intercellularwand (Protoplasmaverdichtung) voraus. Sonst haben die Intercellularverbindungen also nichts mit denen gemeinschaftlich, denen man in den allerersten Entwickelungsstadien, nach Hammar (1897), ihrem Entdecker, zwischen den Blastomeren und nach Klaatsch (bei Amphioxus, 1898) noch zwischen den Zellen aller Entwickelungsstadien bis zum Gastrulastadium begegnet. Diese Intercellularverbindungen (und die sie bedingenden Lücken) müssen verschwinden, es erscheinen die Scheidewände und erst in späteren Stadien, nachdem im Körper des Embryo sich schon die einzelnen Gewebe differenziert haben, treten neue an ihrer Stelle auf. Dies sind die „sekundären" Intercellularverbindungen. Jedenfalls sind sie „sekundär", nur wenn man sie von einem allgemeinen Standpunkte aus betrachtet. Einzelne von ihnen, die gleich bei einzelnen der immer noch sich wiederholenden Zellteilungen in den betreffenden Geweben entstehen, wären jedenfalls doch als primär zu bezeichnen und sie sind „sekundär" nur im Vergleiche zu den oben erwähnten [1]).

ausgesprochenen Meinung würden die plasmatischen Verbindungen auf ihrer Oberfläche mit einer Membran, einer Fortsetzung der den ganzen Zellkörper bedeckenden Zellmembran überzogen. Nach Renaut (1885) hätten sie eigentlich nicht den Wert von plasmatischen intercellulären Verbindungen, sondern man müsste in ihnen nur die von der einen Zelle zur anderen verlaufenden „Protoplasmafaserungen", seine „Fibres unitives" sehen. Wir selbst sahen früher in den Intercellularbrücken der Epithelien auch nur einfache Verbindungen der plasmatischen Zellkörper derselben und dachten uns, dass da, wo die Oberfläche eines solchen zu Exoplasma verdichtet, dasselbe Schicksal auch die Intercellularbrücken betrifft (1898 b, S. 8); erst durch die nähere Untersuchung des Chordagewebes kamen wir zu unseren jetzigen Ansichten.

[1]) Auch von den Mesenchymzellen, die doch bekanntlich durch schöne Intercellularverbindungen zusammenhängen, muss man annehmen, dass ihre Verbindungen in dem eben angedeuteten Sinne sekundär sind. Die betreffenden Zellen waren früher, bevor sie sich aus dem Epithelverbande der primären

So vollkommen leicht, wie wir das gerade gesehen haben, lassen sich in einem jeden Falle die Verhältnisse, denen man im Chordagewebe begegnen kann, nicht erklären. Man findet z. B. hie und da entweder im ganzen Durchmesser der Chorda oder in einzelnen Partien derselben vollkommen nackten Chordazellen, das ist solchen, denen die von uns oben besprochenen Exoplasmaschichten fehlen und deren Protoplasmakörper auf diese Weise in den Intercellularbrücken frei mit einander im Zusammenhang stehen[1]. Die intercellularen Vakuolen (um diese handelt es sich in solchen Fällen) kommen da vor, obzwar da kein Exoplasma vorhanden ist. Man kann solche Fälle, wie wir sie da erwähnen, jedenfalls auch in einer Reihe anderer Gewebe, Epithelien und deren Derivaten vorfinden, doch nirgends sind die Verhältnisse so klar wie hier. Es handelt sich jetzt darum, wie sollen wir uns die Sache erklären? Man muss doch auf den ersten Blick erkennen, dass sich auf diese Fälle die von uns bisher angewendete Erklärungsweise nicht so ohne weiteres anwenden lässt. Die Erklärungen können verschieden sein. Man kann sich die Sache etwa so vorstellen, dass in solchen Fällen die Zellmembranen resp. die intercellularen Scheidewände früher da vorhanden waren[2], dass sie jedoch später, vielleicht gleichzeitig mit dem Entstehen der Intercellularlücken (Vakuolen), wieder verschwunden sind. Diese

Keimblätter isoliert haben, höchst wahrscheinlich auch durch festere Scheidewände voneinander getrennt. Die interessante Sache, zu der wir noch einmal zurückkehren werden, würde übrigens in jedem Falle eine genauere Nachuntersuchung, die man an einer grösseren Anzahl verschiedener Gewebe durchführen müsste, verdienen.

1) Die hierher gehörenden Zellen sehen ganz so aus wie diejenigen, die wir in unserer Fig. 19, Taf. XXXIX/XL dargestellt haben. Während in dieser Abbildung die dunklen, die intercellularen Vakuolen umgebenden Konturen einer Exoplasmaschicht (Zellmembran) entsprechen, muss man sich diese in dem uns hier interessierenden Falle wegdenken.

2) Als ein ursprünglicher Zustand der Gewebe jedoch auch als ein früheres Stadium bei der Zellteilung.

Auffassungsweise auf ihre Richtigkeit zu prüfen, wäre jedenfalls nicht schwer, nur müsste man ein passendes Material zur Disposition haben. Man könnte sich weiter die Sache auch so vorstellen, dass sich an der betreffenden Stelle früher ein Syncytium befand, das sich erst durch das Erscheinen der Vakuolenschichten in einzelne Zelle differenzierte. Eine solche Anschauungsweise ist hauptsächlich deshalb nicht annehmbar, da wir, soweit uns bekannt ist, nirgends einen syncytialen Zustand des Chordagewebes bemerken können. Noch unwahrscheinlicher wäre endlich eine solche Erklärung, nach der die hier zwischen den nackten Chordazellen vorkommenden Intercellularbrücken noch von der primären Verbindung der Zellen abstammen würden; es wäre das hauptsächlich der Charakter der verbindenden Partien als fadenförmiger Verbindungen der Zellen in diesem und als intervacuolären Lamellen in dem ersteren, der sich als der gewichtigste Grund gegen eine solche Auffassungsweise anführen liesse. Wenn wir alle Umstände erwägen, so erscheint uns die erste Erklärungsweise als die glaubwürdigste. Es ist unserer Ansicht nach nicht notwendig sich die Umwandlung in Exoplasma oder auf der anderen Seite eine Auflösung eines solchen als besonders schwierige Sachen vorzustellen. Nachdem zwischen den Zellen die Vakuolenschichten erschienen sind, sind in diesem Falle, in dem es sich wahrscheinlich um das Erlangen einer besonderen Festigkeit des Gewebes nicht handelt, die Exoplasmaschichten überflüssig geworden und wurden aufgelöst; dasselbe gilt vielleicht von allen ähnlichen Fällen. Es lässt sich annehmen, dass die intercellularen Scheidewände ebensogut wie sie beim Annähern der Zellen aneinander auftreten (vergl. Kap. I dieser Arbeit), unter gewissen Umständen, beim Erscheinen neuer Lücken an Zellgrenzen wieder ohne weiters verschwinden können.

Schon in unserer älteren Chordaarbeit haben wir ein solches Chordagewebe, wie wir es gerade besprochen haben, erwähnt

und abgebildet (vergl. Taf. I, Fig. 28, l. c.). Die betreffenden Angaben bezogen sich auf Syngnathus acus, einen Teleostier, dessen Chordagewebe, wie es uns jetzt wieder an neuen, zum Zwecke der vorliegenden Arbeit verfertigten Präparaten nachzuweisen gelungen ist, vorwiegend aus solchen nackten Zellen besteht. Die Zellen, um die es sich in dem betreffenden Gewebe handelt, enthalten in ihrer Mitte eine grosse Vakuole, durch die alles Protoplasma samt dem im Protoplasma eingeschlossenen Kern zur Seite gedrückt wird. Immerhin bleibt auf der Peripherie der Zellen eine so breite Schichte eines weiter nicht differenzierten Protoplasmas übrig, dass es vollkommen leicht möglich ist, sich über den wahren Sachverhalt zu unterrichten. Da die intercellularen Vakuolen ziemlich weit voneinander liegen, lassen sich die die Zellen miteinander verbindenden Protoplasmapartien, in deren Mitte jene unten zu besprechenden färbbaren Scheiben eingelagert sind, leicht erkennen. Abgesehen von den Stellen, wo die letzteren liegen, hängt das Protoplasma[1]) der einen Zelle deutlich mit dem der anderen zusammen.

Sehr lehrreich ist es, diese aus nackten Zellen bestehenden Gewebe mit jenen zu vergleichen, deren Zellen auf ihren Oberflächen mit minimalen Exoplasmaschichten, wirklichen Zellmembranen überzogen sind. Die hierher gehörenden Zellen sind schon normale Chordazellen des epidermoiden Typus, und es lässt sich nicht bezweifeln, dass die in ihnen vorkommenden Exoplasmaschichten meistens einer Spaltung der ehemaligen intercellularen Scheidewände ihren Ursprung verdanken. Die Intercellularverbindungen gehen von der Oberfläche der einzelnen Zellen aus und verbinden daher nur ihre Exoplasmen. Das Endoplasma der einen Zelle ist trotz dem Vorhandensein der Intercellularbrücken von dem der anderen vollkommen abgetrennt.

[1]) Wo wir einfach von Protoplasma sprechen, meinen wir selbstverständlich das eigentliche Protoplasma der Zellen, das dem Endoplasma der höher differenzierten Zellkörper entspricht!

Zwei der hierher gehörenden Fälle haben wir in unseren Figg. 20 und 19 der Fig. XXXIX/XL dargestellt, die erste dieser Abbildungen wurde nach einem von Ophidium barbatum, die andere nach einem von Belone acus [1]) stammenden Präparate gezeichnet. Wir haben in den hier dargestellten Fällen, wenn wir uns nicht täuschen, mit den ersten Anfängen der Exoplasmabildung der Chordazellen zu thun, deren spätere Stadien wir in folgenden Zeilen unserer Abhandlung näher zu beschreiben gedenken [2]). Die auf ihren Oberflächen mit dünnen, hier noch den Namen „Zellmembranen" vollkommen verdienenden Exoplasmaschichten überzogenen Zellen erinnern im hohen Grade an die Zellen verschiedener Epithelien. In solchen beschränkt sich bekanntlich die Umbildung des Protoplasmas ebenfalls meistens nur auf die eigentliche Zelloberfläche.

Nachdem wir auf die Vorgeschichte und die morphologische Bedeutung der Exoplasmaschichten der Chordazellen aufmerksam gemacht haben, wollen wir jetzt unsere Aufmerksamkeit den allgemeinen Verhältnissen der Intercellularverbindungen zuwenden. Diese weisen eine Reihe von Eigenschaften, mit jenen der Epithelien, speziell jenen der Epidermis als gemeinschaftlich auf und sie verlangen deshalb hier, wo es sich um die Analogien in der Bauweise der gerade genannten Gewebe handelt, eine nähere Berücksichtigung.

Es wurde schon oben von uns erwähnt, dass die Intercellularlücken des Chordagewebes eigentlich von einer einzigen Schichte von kleinen Vakuolen vorgestellt werden [3]). In unseren älteren

---

1) Aus der peripheren Partie der Chorda; ungefähr aus der Mitte des Körpers.

2) Die in unserer Fig. 19 dargestellten überaus dünnen Exoplasmaschichten lassen sich nur mittelst der stärksten Vergrösserungen als solche erkennen. Eine etwas stärkere Färbbarkeit und stärkeres Lichtbrechungsvermögen der Zelloberfläche verrät ihr Vorhandensein.

3) Stellenweise, da wo mehrere Zellen aneinander grenzen, liegen die Vakuolen auch in mehreren Schichten.

Arbeiten (1897 b, 1897 c) haben wir diese Verhältnisse des Chordagewebes zuerst ausführlich beschrieben und unsere Beschreibung durch Abbildungen dargelegt. Nun wurden schon in der früheren Zeit von F. E. Schulze (1896 b) vollkommen ähnliche Zustände in der Epidermis junger Amphibien beobachtet. Nach den Angaben des genannten Forschers hätten die hier vorkommenden Vakuolenschichten nur den Wert eines Anfangszustandes der Intercellularlücken[1]. Schulze konnte ihr Vorhandensein sogar auch an lebenden Objekten feststellen und er fand, dass die bekannten fadenförmigen Intercellularbrücken, wie sie bis zu der Zeit (neben den einfach lamellenartigen) ausschliesslich bekannt waren, durch den Zerfall oder durch Zerreissen des die einzelnen Vakuolen von einander trennenden Lamellensystemes zustande kommen. Wie es uns in einigen Fällen festzustellen gelungen ist, kommen die intercellularen Vakuolen in Epithelien nicht nur als ein Anfangsstadium vor, sondern können sich hie und da auch lebenslang erhalten. Wir haben solche z. B. stellenweise in den obersten Zellschichten des überaus dicken Epithels, das die Mundhöhle von Chimaera monstrosa auskleidet, gefunden[2]. Im Gegenteil dazu konnten wir im Chordagewebe, für welches wir ursprünglich (1897 c) nur das Vorhandensein von Intercellularvakuolen angenommen haben, später in einigen Fällen auch wirkliche fadenförmige Intercellularbrücken nachweisen. Auf diesen Umstand, der uns zuerst entgangen ist, haben wir übrigens schon in einer unserer Arbeiten (1898 b) aufmerksam gemacht.

Jetzt war es uns möglich, auch im Chordagewebe das gegenseitige Verhalten beider Arten von Intercellularlücken, der Vakuolen

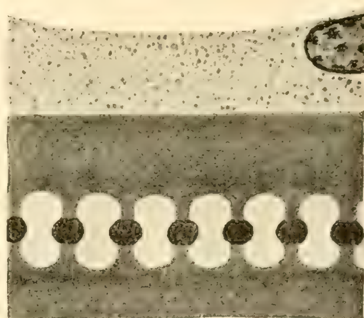
[1]) Ohne die Arbeit von Schulze zu kennen, hat neuestens dieselben Verhältnisse von neuem Foa beschrieben. Sein Objekt war die Epidermis von Säugetierembryonen (1900).

[2]) In den unteren Zellschichten kommen hier gewöhnliche Stachelzellen vor. Die Übergange von den Zellen der ersteren Art zu diesen letzteren lassen sich da sehr gut verfolgen. Vergl. unsere Abh.: „Über das Epithel der Mundhöhle von Chimaera monstrosa.“ Bibliographie anatomique T. XI, 1902.

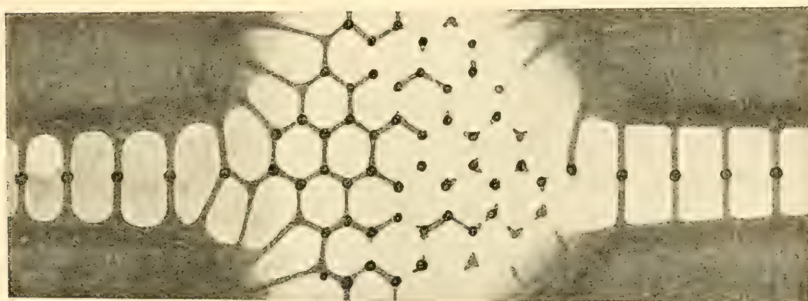
und der eigentlichen „Lücken“ genau zu verfolgen. Es handelt sich da um das Chordagewebe von Belone acus, in dem sich die betreffende Umbildung der Lücken resp. der Zerfall des Lamellensystemes zu einzelnen fadenförmigen Brücken bei der



Figur 1.



Figur 2.



Figur 3.

Schematische Darstellung der Intercellularstrukturen im Chordagewebe. 1. Das erste Erscheinen der intercellularen Vakuolen (rechts) in einer früher einheitlichen Scheidewand (links). Die „Zwischenkörperchen“, die früher in der Scheidewand (intercellulare Protoplasmaverdichtung) sich befanden, kommen später zwischen die einzelnen Vakuolen zu liegen. 2. Eine Partie von der Zellgrenze mit einer Schicht von Vakuolen und den zwischen ihnen sich befindenden „Zwischenkörperchen.“ 3. Eine schematische Darstellung des Überganges von der intercellularen Vakuolenschicht zur einheitlichen Intercellularlücke. Die interalveolären Lamellen (links) zerreissen und es entstehen aus ihnen einfache fadenförmige Brücken (rechts in der Abb.).

Benützung einer genügend starken Vergrösserung an einigen Stellen des Gewebes gut beobachten lässt. Unsere Abbildungen

22, 23 und 24 der Taf. XXXIX/XL stellen uns einzelne Stadien des erwähnten Prozesses so deutlich dar, dass eine nähere Erklärung derselben jedenfalls überflüssig wäre

Die intercellularen resp. intervakuolaren Lamellensysteme haben, von der Seite angesehen, wie man sich leicht denken kann, fast vollkommen so ein Aussehen, als ob es sich da um ganz einfache Intercellularbrücken handeln würde Auf einem quer auf die Zelloberflächen benachbarter Zellen geführten Schnitte sieht man hauptsächlich diejenigen Lamellen, die uns mit ihrer engen Seite zugewendet sind. Da wo sich uns die einzelnen Lamellen mit ihrer Fläche zuwenden, müssen dieselben unserer Aufmerksamkeit wegen ihrer Durchsichtigkeit leicht entgehen. Eine Entscheidung über den eigentlichen Sachverhalt ist jedenfalls an solchen Stellen leicht möglich, wo das ganze Lamellensystem durch den Schnitt parallel mit der Oberfläche der Zellen, zu denen es gehört, getroffen wurde. In vielen Fällen ist, wenn man sehr stark gefärbte Präparate benützt, so etwas zur Feststellung des wahren Sachverhaltes nicht einmal notwendig. Wo man mit einem intercellularen Lamellensysteme was zu thun hat, sind die Lamellen, da sie ebenfalls die Farbe angenommen haben, auch dort, wo man sie von der Fläche zu sehen bekommt, sichtbar. Die Räume zwischen den einzelnen, den quergeschnittenen Lamellen entsprechenden Brücken sind infolgedessen an solchen Präparaten, wenn man nicht gerade die allerdünnsten Schnitte vor sich hat, nicht vollkommen farblos[1]), sondern weisen auch einen, wenn auch schwächeren Ton auf[2]). Unsere Textfigur 3

[1]) Wie das eben dort der Fall ist, wo man mit wirklichen fadenförmigen Brücken was zu thun hat

[2]) Etwas dickere Schnitte zeigen dies deshalb deutlicher, da man an ihnen die parallel mit der Schnittebene liegenden Lamellen in zwei oder, je nach der Dicke des Schnittes in mehreren Lagen übereinander zu sehen bekommt. Die Intercellularstrukturen können infolgedessen manchmal so stark gefärbt, dass sie sogar fast undurchsichtig sind, während sie im anderen Falle immer durchsichtig und klar sind.

stellt die Verhältnisse, von denen die Rede war, auf eine schematischen Weise dar.

Indem wir uns schon einmal mit den Intercellularbrücken des Chordagewebes beschäftigen, dürfen wir nicht eine weitere Eigentümlichkeit derselben, der man fast regelmässig begegnen kann, übersehen. Wir meinen die bekannten, die Mitte der Intercellularbrücken einnehmenden „Knoten"[1]) oder wie wir sie da benennen wollen, „Zwischenkörperchen", die schon den älteren Untersuchern des Epithelgewebes, in dem sie bekanntlich ebenfalls vorkommen, bekannt waren[2]). Dieselben findet man an unseren Fig. 17, 18 und 20 der Taf. XXXIX/XL, und der Fig. 35, Taf. XLI XLII und in unserer Textfigur 1—3 dargestellt. Weniger deutlich sind sie auch an unseren übrigen Abbildungen der Chordazellen zu sehen.

Über die eigentliche Bedeutung dieser Körperchen lässt sich sehr schwer etwas bestimmtes sagen. Was sich da zuerst feststellen lässt, ist das, dass es sich da um eine festere Substanz handelt, die in die Mitte der Intercellularbrücken in gleicher Entfernung von beiden Zellen eingelagert ist. Dass die betreffende Substanz, aus der die Körperchen bestehen, fester ist als das an sie grenzende Exoplasma, schliessen wir aus ihrem Lichtbrechungsvermögen, sowie aus ihrer bedeutenden Färbbarkeit.

1) So haben wir sie in unseren älteren Arbeiten 1897 b, c, 1898b, benannt. Rabl (1896, S. 436) benützt für diese Gebilde den Namen „Dermatosomen".

2) Der erste, der ihr Vorhandensein erwähnt, ist Bizzozero (1871). Lott, der sie ebenfalls fand (1873), meinte, dass man in ihnen Stellen sehen muss, in denen die den einzelnen Zellon zugehörenden stachelförmigen Fortsätze sich berühren oder, wie er das meint, sich seitlich berührend an einander gleiten. An eine ununterbrochene Verbindung der Zellen glaubte dieser Forscher ebenso wie andere Autoren jener Zeit nicht. Eine weitere Erklärung stammt von Ranvier (1879). Nach ihm hätten die Knoten die Bedeutung von in den Verlauf der Intercellularbrücken eingelagerten elastischen Organen, die den Intercellularbrücken ermöglichen würden, sich zu verlängern und wieder zu verkürzen; eine Ansicht, die wenig wahrscheinlich klingt, wenn man bedenkt, dass die Intercellularbrücken besonders in den Epithelien in einer grossen Anzahl von Fällen dieser Knoten entbehren, ohne dass man da annehmen könnte, dass die Brücken deshalb fest und nicht kontraktil seien.

Die Körperchen lassen sich hauptsächlich mit basischen Farbstoffen, mit Hämatoxylin in erster Reihe färben. An Eisenhämatoxylinpräparaten erscheinen sie immer tief schwarz gefärbt. In einer grossen Anzahl von Fällen, in denen man die Intercellularlücken und Brücken wegen ihrer Kleinheit notwendig übersehen müsste, kann man auf ihre Existenz nur auf Grundlage des Vorhandenseins der durch ihre Färbbarkeit leichter erkennbaren „Zwischenkörperchen" schliessen.

Die „Zwischenkörperchen" kommen im Chordagewebe zwischen den Zellen desselben vielleicht allgemein vor. Man begegnet ihnen ebensogut dort, wo die Zellen mittelst dem intervakuolaren Lamellensysteme verbunden sind, wie dort, wo es sich um wirkliche fadenförmige Intercellularbrücken handelt. In diesem letzteren Falle sind die Verhältnisse jedenfalls einfacher als in dem ersteren; die Zwischenkörperchen liegen in der Mitte der Brücken, so, dass es den Anschein hat, als ob sie hier den Zweck hätten, die ausschliesslich nur an diesen Stellen miteinander zusammenhängenden Zellen voneinander zu trennen. In der That stellt das System dieser Körperchen, als Ganzes genommen, in einem gewissen Sinne eine die Zellen voneinander trennende Scheidewand dar; die Sache hat den Anschein, als ob es sich da etwa um eine Anlage einer künftigen zusammenhängenden Intercellularwand handeln würde (vergl. besonders unsere Fig. 17, Taf. XXXIX/XL, Ophidium barbatum; vorderes Ende der Chorda)[1]. Die Körperchen, wenn auch schon ihre eigentliche Bedeutung diese oder jene ist, trennen hier, da sie aus einer von Exoplasma verschiedenen Substanz bestehen, in der That die Zellen voneinander. Wir müssen uns wirklich wundern, wie

[1]) Es verdient erwähnt zu werden, dass man in einigen Fällen sogar auch Andeutungen von lamellenartigen Verbindungen zwischen den einzelnen „Zwischenkörperchen", also eine Art von intercellularer Scheidewand, nachweisen konnte (vergl.: H. Rabl 1896, S. 436). Die Angaben beziehen sich auf die Epidermis; im Chordagewebe ist es uns nicht gelungen etwas Ähnliches zu finden.

in solchen Fällen trotz dem Vorhandensein der Intercellularbrücken die Endoplasmen beider aneinander grenzenden Zellen voneinander getrennt sind. Es genügen nicht die Exoplasmaschichten, es kommen noch die gerade erwähnten Zwischenkörperchen dazu, die wieder die einzelnen Exoplasmaschichten voneinander trennen.

Etwas anders sieht die Sache aus, wenn wir auf die Verhältnisse Rücksicht nehmen, wie man sie dort, wo die Zellen durch Vakuolenschichten voneinander getrennt sind (und so was kommt im epidermoiden Chordagewebe in der weitaus überwiegenden Mehrzahl der Fälle vor) berücksichtigt. Man erkennt sogleich, dass es sich hier um eine Vorrichtung zur besseren Trennung der einzelnen Zellen voneinander gar nicht handeln kann, sondern dass die Zwischenkörperchen eine ganz andere Bedeutung haben müssen. Auch da, wo zwischen den Zellen die überall mit einander zusammenhängenden Lamellen vorkommen, haben die Zwischenkörperchen die Form kleiner Kügelchen oder höchstens, in gewissen gleich zu erwähnenden Fällen, diejenige kleiner Scheibchen und nicht, wie man das erwarten könnte, eine solche von zelltrennenden Leisten. Das Protoplasma (Exoplasma, in selteneren Fällen das eigentliche Protoplasma) der einen Zelle kann da infolgedessen überall da, wo die Körperchen nicht gerade in die Lamellen eingelagert sind, frei mit dem der anderen zusammenhängen. Die Stellen, welche in dem allgemeinen Lamellensysteme unsere Körperchen einnehmen, sind, wie es uns wenigstens scheint, diejenigen, an denen sich die Lamellen miteinander verbinden (vergleiche unsere Textfigur 3, S. 415). In solchen Fällen, in denen die Vakuolen weiter von einander liegen, und das kann man sehr oft beobachten, und wo infolgedessen die zwischen ihnen übrig bleibenden Substanzpartien breiter sind, sind die Zwischenkörperchen auch breiter und bekommen die oben von uns erwähnte Gestalt kleiner Scheibchen. Wir haben schon einmal in unserer älteren Chordaarbeit die Verhältnisse

in einem solchen Gewebe beschrieben und durch eine Abbildung (Taf. I, Fig. 28, 1897c) dargestellt. Es handelte sich um das Chordagewebe von Syngnathus acus. Gerade in diesem Gewebe lassen sich wegen der verhältnismässig grossen Entfernung der einzelnen Vakuolen voneinander die Verhältnisse leicht übersehen. Überall sieht man an unseren Präparaten an solchen Stellen, wo sich uns Zellen mit ihrer Oberfläche zuwenden, die scheibenförmigen Körperchen, um die es sich da handelt. Bei einer schwächeren Vergrösserung sehen sie wie feine Punkte aus. Dasselbe gilt für eine ganze Reihe von anderen Fällen. Der Übergang von diesem zu dem von uns auf ersterer Stelle besprochenen Zustande geschieht etwa so, dass beim Zerreissen der intercellularen Lamellen in die einzelnen Brücken jeder von diesen letzteren ein „Zwischenkörperchen" zufällt.

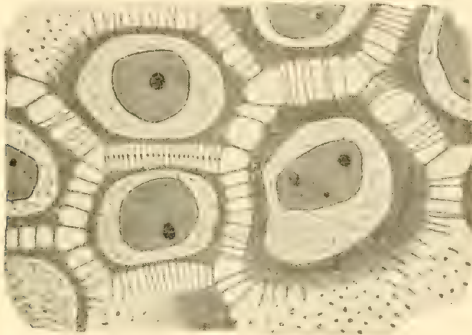
Dieselben Körperchen kommen, wie wir schon oben erwähnt haben, ebenfalls im Epithelgewebe vor. Im Unterschied zum Chordagewebe kommen sie hier nicht in allen Fällen vor; sehr oft vermissen wir sie überhaupt[1]).

Man hat diesen Körperchen bei dem Studium des Epithelgewebes merkwürdigerweise bisher nur wenig Aufmerksamkeit gewidmet und so ist es zum Beispiel noch überhaupt nicht bekannt, wie sie sich in einem solchen zu dem intercellularen Lamellensysteme, wo ein solches vorkommt, verhalten. Es lässt sich nicht im geringsten bezweifeln, dass in dieser Beziehung die Verhältnisse im Epithelgewebe dieselben sein werden, wie wir sie gerade im Chordagewebe gefunden haben.

Es kommt jetzt die Frage auf, was man eigentlich in den Zwischenkörperchen erblicken soll; sind das Gebilde, die erst später entstehen oder sind sie schon vom Anfang da, und sollte ihnen daher vielleicht eine grössere cytologische Wichtigkeit zugeschrieben werden. Wir selbst sind nicht in der Lage über

1) Vergl. unsere Arbeit 1898b, S. 7.

ihre Genese im Chordagewebe etwas Bestimmtes sagen zu können. Es lässt sich erstens nicht ganz sicher erkennen, ob sie schon in den einheitlichen Intercellularscheidewänden des embryonalen Chordagewebes enthalten sind oder nicht; das erstere scheint nicht wahrscheinlich zu sein. Ohne Zweifel kann man sie erst da im Chordagewebe beobachten, wo die Intercellularlücken schon vorhanden sind. Günstiger als im Chordagewebe sind jedenfalls für ihre Verfolgung die Verhältnisse, denen man



Figur 4.

Einige Zellen aus dem die Mundhöhle bei Chimaera monstrosa auskleidenden Epithel. Die Zellen sind mittelst Intercellularbrücken untereinander verbunden. An einer Stelle sieht man zwischen Zellen, die sich unlängst voneinander abgetrennt haben, die „Zwischenkörperchen"; anderswo fehlen solche. Das Exoplasma der einzelnen Zellen ist auffallend dick und scharf gegen das Endoplasma abgegrenzt. Fixierung: Sublimat-Eisessig. Färbung: Eisenhämatoxylin. Vergrösserung: Zeiss, homog. Imm. 1./12. Oc. 4.

im Epithelgewebe begegnet. Es ist absolut notwendig sie direkt bei der Teilung der betreffenden Zellen zu untersuchen, und das wird eben im Epithelgewebe unvergleichbar leichter sein als im Chordagewebe, wo man Zellteilungen so selten findet. Eine diesbezügliche, nicht unwichtige Beobachtung, die es uns zu machen gelungen ist, wollen wir da noch anführen. Es handelt sich um das von uns an vielen Präparaten untersuchte dicke Epithel der Mundhöhle von Chimaera monstrosa. Im

Verlaufe der Intercellularbrücken fehlen hier, wie das eben in Epithelien keine Seltenheit ist, die Zwischenkörperchen, nur zwischen einigen Zellen ist es uns gelungen solche zu finden, und zwar waren das gerade Zellen, an denen auf den ersten Blick zu sehen war, dass sie sich voneinander unlängst abgetrennt haben. Alle etwas älteren Brücken der Umgebung zeigten schon keine Spur von diesen Körperchen (vergl. uns. Textfig. 4). Aus dieser Beobachtung geht deutlich hervor, dass man die Zwischenkörperchen nicht für späte Bildungen, die zwischen den Zellen vielleicht erst nachträglich entstehen würden, halten kann. Sie entstehen jedenfalls, wenn nicht gleichzeitig mit der Zellteilung, so doch wenigstens bald nach ihr. Was uns betrifft, so sind wir geneigt anzunehmen, dass unsere „Zwischenkörperchen“ eigentlich mit den „Zwischenkörpern“, die bei der Zellteilung (zuerst durch Flemming, Prenant, Renaut) nachgewiesen worden sind, wenn auch nicht zu identifizieren, in eine Reihe zu stellen sind, und dass sie eigentlich älter sind als die Scheidewände selbst; derselben Meinung war seinerzeit schon Reinke (1894). Unseren übrigen Ausführungen würde eine solche Auffassung nicht widersprechen. Man kann sich ebensogut vorstellen, dass die intercellulare Protoplasmaverdichtung um die schon vorhandenen Zwischenkörperchen rings herum entsteht (vergleiche Textfigur 1, Seite 415)[1]), wie das dieselben erst in der Mitte einer solchen (nach ihrer Spaltung) entstehen. Wenn das erstere der Fall wäre, wäre das nicht unwichtig, in einem solchen Falle musste man auch annehmen, dass die Stellen der künftigen Intercellularverbindungen (der fadenförmigen) eigentlich schon bei der Zellteilung im voraus bestimmt sind. Wir müssen erwarten, dass spezielle auf diese wichtige Frage gerichtete Unter-

[1]) Die einzelnen nacheinander folgenden Stadien waren also diese: 1. Eine Schicht von Zwischenkörperchen. 2. Eine an der Zellgrenze sich um die erstere bildende Protoplasmaverdichtung. 3. Durch Spaltung dieser resultierenden Spezialmembranen.

suchungen uns über den wirklichen Sachverhalt einmal ganz genau unterrichten werden.

Wir haben bisher jene Verhältnisse der Chordazellen besprochen, durch die sie als den Epithelzellen verwandt erscheinen. Jetzt werden wir auf jene Eigenschaften eingehen, die man für sie einigermassen als charakteristisch ansehen kann.

Wir müssen in dieser Beziehung hauptsächlich zwei Prozesse verzeichnen, durch welche sich, wenn sie weiter fortgeschritten sind, die Chordazellen, die sich, wie wir das oben hervorgehoben haben, in der embryonalen Zeit (was ihre allgemeinen Verhältnisse betrifft) von den Epithelzellen nicht unterscheiden liessen, in der späteren Zeit von diesen entfernen. Der eine Prozess bedingt das charakteristische Aussehen des gewöhnlichen „blasigen" Chordagewebes; es ist das die Vakuolisation der Zellen, das Auftreten von Vakuolen in der Mitte der einzelnen Zellen, die, indem sie immer grösser werden, den ganzen Inhalt der Zellen allmählich zur Seite drängen was in vielen Fällen zur Atrophie der Zellen führt. Der andere Prozess, dem man wieder in dem sogenannten „epidermoiden" Chordagewebe begegnen kann, besteht darin, dass die ursprünglich ganz dünnen und nur auf die Oberfläche der Zellen sich beschränkenden Exoplasmaschichten so stark zunehmen, dass der eigentliche Inhalt der Zelle, das Endoplasma ebenfalls, jedoch auf eine ganz andere Weise als in dem ersteren Falle verdrängt wird. Auch dieser letztere Prozess kann zur Atrophie der betreffenden Zellen führen.

Die Vakuolisation der Chordazellen, von der sich eigentlich nur wenig Neues sagen lässt, beginnt in einem sehr frühen Entwickelungsstadium des Chordagewebes, zu der Zeit als die Chordazellen noch durch einfache Scheidewände voneinander abgetrennt sind (vgl. Taf. XXXVII/VIII, Fig. 15). Die Vakuolen entstehen in der Mitte der Zellen, die ursprünglich vom Zellkern eingenommen war; sie vergrössern sich auffallend schnell und drängen dabei das

Protoplasma samt Kern so zur Seite, dass von ihm endlich nur eine ganz dünne Schichte auf der Peripherie der Zelle übrig bleibt (vgl. Taf. XLI/XLII, Fig. 31 u. 33). Die Zelle hat unterdessen ihre eigene exoplasmatische Zellmembran bekommen und wir sehen oft, dass die Schichte des unveränderten inneren Protoplasmas, die bei der Vakuolisation der Zelle übrig geblieben ist, nicht viel dicker ist, als diese doch selbst sehr dünne Zellmembran. Wir können weiter und zwar in der grössten Zahl von Fällen bemerken, dass das Endoplasma noch mehr verschwinden kann, sodass von ihm am Ende nur eine so geringe Schicht übrig bleibt, dass sie sich kaum nachweisen lässt. Der Kern liegt dann scheinbar auf der inneren Oberfläche der Zellmembran wie angeklebt (vergl. z. B. Taf. I, Fig. 24 unserer älteren Arbeit 1897 c.). So eine Struktur haben gerade die Zellen des normalen blasigen Chordagewebes, wie wir es z. B. bei Acipenser oder Petromyzon finden. Wir müssen in allen solchen Fällen, in denen wir oft auch bei einer sorgfältigen Untersuchung nichts vom Endoplasma finden können, die Existenz desselben dennoch, vielleicht nur in einer minimalen Menge und nur in der nächsten Umgebung des Kerns, annehmen. Wir werden später darauf aufmerksam machen, dass in anderen Fällen, in denen der Schwund des Endoplasmas sich besser kontrollieren lässt, sobald dieses sich verliert, auch der Kern zu Grunde gehen muss, und dass so die ganze Zelle ihre Lebensfähigkeit verliert. Fälle, in denen es sich um Atrophie des ganzen Zellkörpers handelt, kommen auch in dem vakuolisierten Chordagewebe vor. Manchmal bemerken wir, dass die Kerne nur in geschrumpften Resten vorhanden sind oder sich überhaupt nicht durch Färbung nachweisen lassen. Auf diese Weise verändert sich in alten Tieren oft das ganze Chordagewebe[1]). Auf der anderen Seite

[1]) Wir erwähnen da, um ein Beispiel anzuführen, das Chordagewebe von Chimaera monstrosa (kaudale Partie der Chorda!)

kommen auch Fälle vor, in denen die vakuolisierten Chordazellen auf eine auffallende Weise ihre Lebensfrische behalten; wir haben auf solche schon oben aufmerksam gemacht, es sind das jene vakuolisierte Zellen, die vollkommen nackt sind (vergl. Fig. 28, Taf. I unserer älteren Arbeit).

Der Vakuolisationsprozess, den man im Chordagewebe beobachten kann, hat viel mit dem Prozesse, durch den im Bindegewebe einzelne Zellen zu Fettzellen umgewandelt werden, gemeinschaftlich. Wie hier Fett, so wird im Innern der Chordazellen frühzeitig eine klare Flüssigkeit ausgeschieden, die dann das Protoplasma stark an die Zellperipherie verdrängt. Auf fixiertem Material bemerkt man in der Regel, von ganz geringen Koagulaten abgesehen, schon keine Spuren von dem ehemaligen Inhalte der Vakuolen.

Wie die Fetttropfen in Fettzellen, können auch die Flüssigkeitstropfen in den Chordazellen in Mehrzahl auftreten, doch für das gewöhnliche vakuolisierte Chordagewebe, um das es sich hier gerade handelt, ist die Einzahl der sie enthaltenden Vakuolen die Regel (vergl. Taf. XXXIX/XL, Fig. 19, Taf. XLI/XLII, Fig. 33). Nur im epidermoiden Chordagewebe treten die Vakuolen oft in Mehrzahl auf, sie spielen da jedoch schon keine besondere Rolle und sind manchmal nicht viel auffallender als diejenigen, denen man z. B. im Knorpelgewebe hie und da begegnen kann. Während im gewöhnlichen „blasigen" Chordagewebe die einzige grosse Vakuole das Protoplasma, samt Zellkorn zur Seite verdrängt, sehen wir in der Regel, dass der Kern der epidermoiden Zellen die Mitte derselben einnimmt und dass die einzelnen Vakuolen um ihn rings herum angeordnet sind (vgl. Taf. XLI/XLII, Fig. 36). Die Vakuolen können manchmal das Endoplasma von Exoplasma so trennen, dass beide miteinander nur mittelst dünner Protoplasmapartien in Zusammenhang bleiben.

Der zweite Prozess, der für uns hier nicht minder wichtig ist als der erstere, besteht in dem allmählichen Dickerwerden

des Exoplasmas der Chordazelle, die zum grossen Teil auf die Kosten des Endoplasmas geschieht und sogar bis zum Verschwinden des letzteren führen kann. Man begegnet den Resultaten dieses Prozesses hauptsächlich in dem epidermoiden Chordagewebe; in dem blasigen Chordagewebe lassen die alles verdrängenden Vakuolen ein fortschreitendes Dickerwerden des Exoplasmas überhaupt nicht zu und das Exoplasma wie das Endoplasma muss sich hier auf das Minimum beschränken. Das Dickerwerden des Exoplasmas und das Überwiegen desselben am Ende des Prozesses ist im epidermoiden Chordagewebe oft sehr auffallend, das ganze Gewebe bekommt dadurch einen ganz fremdartigen Charakter, und doch kann man nicht sagen, dass der Prozess ausschliesslich für das Chordagewebe charakteristisch wäre. Auch in der Epidermis kann das Exoplasma manchmal sogar den grösseren Teil des Zellkörpers einnehmen und lässt das Endoplasma nur an die unmittelbare Umgebung des Zellkerns beschränkt (vergl. die Textfig. 4, S. 421. Die „Protoplasmafasern" der Epidermiszellen, die bekanntlich oft fast im ganzen Zellkörper verlaufen, kommen unserer Ansicht nach hauptsächlich im Exoplasma vor, und man kann daraus die Mächtigkeit desselben ermessen. Ein Unterschied zwischen Epithel- und Chordagewebe besteht, wenn überhaupt, so darin, dass im ersteren beide Plasmaarten nicht durch so scharfe Grenzen voneinander abgetrennt sind und sich auch sonst meistens nicht so stark voneinander unterscheiden wie im Chordagewebe[1]). Ein wichtigerer Unterschied besteht darin, dass in der Epidermis das Exoplasma, wenn es noch so stark ist, niemals, soviel uns wenigstens bekannt ist, das Endoplasma vollständig verdrängt; der Prozess

[1]) Sehr oft kann man übrigens auch im Epithelgewebe ebenso scharfe Grenzen zwischen Exoplasma und Endoplasma bemerken, wie sie im Chordagewebe vorkommen, auch die Unterschiede beider Plasmaarten sind in solchen Fällen sehr ausgesprochen. Wir konnten uns davon unlängst bei der Untersuchung des auffallend dicken Epithels aus der Mundhöhe von Chimaera monstrosa überzeugen.

führt da auch nicht zur Atrophie der Zellen, wie das im Chordagewebe oft der Fall ist.

Bevor wir auf das Thema, mit dem wir uns in dieser Abteilung unserer Arbeit beschäftigen werden eingehen können, müssen wir vorher einige Angaben über das gegenseitige Verhalten beider der oben von uns unterschiedenen Typen des Chordagewebes, des mit „blasigen“ und des mit „epidermoiden“ Zellen, voraussenden. Es lassen sich in dieser Beziehung etwa folgende Thatsachen feststellen: In der Regel ist in Embryonen oder in jungen Exemplaren der Fische, soweit unsere Erfahrungen reichen, das Chordagewebe aus vakuolisierten Zellen, das ist solchen, in denen sich das Protoplasma nur auf eine ganz dünne Schichte auf der Zelloberfläche beschränkt, zusammengesetzt. Das Gewebe bekommt einen solchen Charakter sehr früh in der embryonalen Zeit. Schon in ganz kleinen Embryonen (bei Lophius z. B. in solchen, die noch dem Dottersack anliegen) hat das Gewebe das eben erwähnte Aussehen und nur noch in der wachsenden Schwanzspitze kann man da primitivere Verhältnisse finden und begegnet man da noch Zellen, in denen die Vakuolen noch nicht aufgetreten sind (vergl. unsere Fig. 15, Taf. XXXVII/VIII[1]). Epidermoide Zellen findet man in der Regel erst in älterem Chordagewebe bei erwachsenen Tieren (Teleostiern) und zwar nehmen sie auch hier in der grössten Anzahl der Fälle die mehr gegen die Mitte sich befindenden Partien des Gewebes, also diejenigen, die schon älter sind als die Peripherie des Gewebes[2]).

Da die epidermoiden Zellen erst später im Chordagewebe erscheinen und dazu noch immer die Mitte des von der Peripherie

[1]) Dasselbe fanden wir bei anderen in dieser Beziehung untersuchten Formen (Petromyzon, Bufo u. s. w.).

[2]) Bei vielen Tieren kommen die Zellen dieses Typus überhaupt nicht vor und die vakuolisierten Zellen bilden da, indem sie im Centrum der Chorda zu Grunde gehen, selbst den Chordastrang. Dies gilt von den Cyklostomen, Ganoiden (Acipenser z. B.) vielleicht auch einer Anzahl der Teleostier.

aus sich bildenden Gewebes einnehmen, könnte man meinen, dass sie aus den früher da vorhandenen vakuolisierten Zellen entstehen. Obzwar also dieser Umstand zu Gunsten einer solchen Erklärung zu sprechen scheint, kann man sie doch nicht annehmen. Die Gründe, die unserer Ansicht nach entschieden dagegen sprechen, sind etwa die folgenden. Es ist erstens schwer möglich, dass Zellen, deren Protoplasma nur auf eine ganz dünne Schichte beschränkt ist, und deren Endoplasma samt dem Kern durch eine einzige grosse Vakuole auf die Peripherie zurückgedrängt wurde, sich in Zellen umwandeln könnten, die sich mit einem dicken progressiv sich verdickenden Exoplasma auszeichnen, deren Kern in ihrer Mitte liegt und von meistens mehreren kleineren Vakuolen umgeben zu sein pflegt. Eine solche Erklärung ist absolut unannehmbar. Es bleibt uns nichts anderes übrig, als anzunehmen, dass die Keimschichte des Chordagewebes, das Chordaepithel entweder zu verschiedenen Zeiten verschiedene Zellenarten produziert, oder dass sich die neugebildeten Zellen schnell in der einen oder der anderen Richtung differenzieren. Die allerersten Zellen des Chordagewebes, die in der embryonalen Zeit das Chordagewebe zusammensetzen (Tafel XXXVII/XXXVIII, Figur 15 oben), sind ohne Zweifel noch unmittelbare Nachkommen derjenigen, die einst im Entoderm als dessen Bestandteile lagen. Sie teilen sich ohne Rücksicht auf ihre Lage, und aus ihnen bildet sich das erste vakuolisierte Chordagewebe, wie das auch die von uns früher citierte Abbildung zeigt (Fig. 15 unten). Ein Chordaepithel erscheint erst in einer etwas späteren Zeit[1]), es bildet zuerst vielleicht noch vakuolisierte, später jedoch hauptsächlich epidermoide Zellen. Die embryonalen Zellen gelangen dadurch in die Mitte der Chorda, werden hier zusammengedrückt und aus ihren Resten entsteht der erste Anfang eines Chordastranges, der

[1]) Näheres über die Bildung des Chordaepithels siehe bei Boecke (l. c).

endlich von allen Seiten von den unterdessen neu gebildeten epidermoiden Zellen umgeben wird. Erst später werden von seiten der Chordaepithelzellen wieder vakuolisierte Zellen gebildet und das Chordagewebe, in dessen Mitte die epidermoiden Zellen liegen, besteht in seinen peripheren Partien wieder aus vakuolisierten, dünnwandigen Zellen. Der Chordastrang erfährt von jetzt an den Zuwachs nur von seiten der epidermoiden Zellen. Was die Bildung verschiedener Zellarten zu verschiedenen Zeiten betrifft, so darf man sich jedenfalls die Sache nicht so schematisch vorstellen, wie wir das gerade geschildert haben; es werden in der That weder blasige noch epidermoide, sondern immer noch nicht differenzierte Zellen gebildet, solche nämlich, die sich leicht, je nach den Umständen zu diesem oder jenem Zelltypus in ihrem weiteren Leben umbilden können und auch schnell in einen solchen umbilden; auf diese Weise erscheint unsere Erklärung gar nicht so unnatürlich, wie man sich das nach dem früher angegebenen denken könnte. Wir konnten uns von der Richtigkeit des gerade angegebenen in einigen Fällen überzeugen. So besteht zum Beispiel das Chordagewebe junger Cobitis im ganzen Durchmesser der Chorda aus solchen indifferenten, mehr dem epidermoiden Typus sich nähernden Zellen.

Wegen Vollständigkeit führen wir da noch ein anderes Beispiel an, nach dem man wieder, wenn man nicht alle Umstände berücksichtigen würde, schliessen könnte, dass die epidermoidalen Zellen Vorläufer der vakuolisierten sind. Es handelt sich um das Chordagewebe des Aales. Bei den Larven dieses Tieres, den sogenannten Montées ist das Chordagewebe ausschliesslich aus ausgesprochen epidermoiden Zellen gebaut, die viel schöner sind als man sie irgend anderswo finden kann. Diese Zellen befinden sich da, wie das z. B. unsere Figur 21, Tafel XXXIX XL zeigt[1], im ganzen Querschnitte der Chorda. In

[1]) Vergleiche auch die Figg. 1—3 der Tafel II unserer älteren Chordaarbeit!

der Mitte des eine solche Struktur aufweisenden Gewebes bemerkt man überhaupt keine Spuren eines wirklichen Chordastranges. Höchstens wird da die Mitte des Gewebes durch eine einzige atrophierte oder atrophierende Zelle eingenommen (vergleiche unsere Textfigur 6, Seite 443; nicht so in der Figur 21, Tafel XXXIX/XL[1]). Wie man dies ganz sicher schliessen kann, sind die Zellen, denen wir da begegnen, die direkten Nachkommen jener, die in der embryonalen Zeit in der Chorda sich befanden. Es scheint vollkommen ausgeschlossen zu sein, dass diesen Zellen eine Generation primitiver vakuolisierten Zellen vorangehen würde; in einem solchen Gewebe wie das Chordagewebe ist, könnten doch deren Reste nicht verloren gehen. Es bleibt uns nichts anderes übrig, als anzunehmen, dass im Inneren der Chorda des Aales gleich vom Anfang an die Zellen entweder dem epidermoiden Typus zugehören oder wahrscheinlich früher indifferent waren[2]). Die Peripherie des ganzen Chordagewebes ist von einer Schichte ganz niedriger Chordaepithelzellen überzogen, die so klein sind, dass man von ihnen stellenweise kaum mehr als die Kerne zu sehen bekommt. Diese Zellen sind es in erster Reihe, die das Dickenwachstum des ganzen Chordagewebes, wie man ihm in etwas älteren Exemplaren des Aales begegnet, bedingen. Wenn man das Chordagewebe des Montée, dessen Zellen sich an einem Querschnitte leicht zählen lassen (Taf. XXXIX/XL, Fig. 21), mit dem des erwachsenen Tieres vergleicht, an dessen Querschnitte mehrere

1) Die Reihe dieser atrophierten centralen Zellen bildet selbst einen Vorläufer des Chordastranges.

2) An passendem Materiale wird sich die Sache leicht entscheiden müssen Man wird zu diesem Zwecke die ersten larvalen Stadien des Aales die sog. Leptocephali untersuchen müssen; uns stand so ein Material leider nicht zur Disposition. In der embryonalen Zeit handelt es sich hauptsächlich um das Längenwachstum der Chorda, sie wächst fortwährend auf ihrem kandalen Ende, wo die Zellen sich sehr lange auf einer primitiven Stufe erhalten. Das Dickenwachstum geschieht nur von seiten der Chordaepithelzellen.

Hunderte von Zellen vorkommen, so begreift man, dass das Dickenwachstum des Gewebes sehr bedeutend sein muss. Zum Unterschied zu dem Chordagewebe der Larve besteht das des erwachsenen Tieres nur in seiner Mitte aus epidermoiden Zellen, die einen aus geschrumpften Zellen bestehenden Chordastrang umgeben. Der grösste Teil des Gewebes ist da aus stark vakuolisierten Zellen zusammengesetzt. (Vergl. Figur 4 und 5, Taf. II, 1897 c.) Es ist klar, dass die vakuolisierten Zellen, denen man da begegnet, aus den Chordaepithelzellen, und nur zum geringeren Teile, wenn überhaupt, aus den epidermoiden Zellen der Larve entstanden sein mussten. Bei dem fortwährenden Wachstum des Chordagewebes werden die ursprünglich seinen ganzen Querschnitt einnehmenden epidermoiden Zellen in seine Mitte zurückgedrängt und machen so einer neuen Generation, die schon einen ganz anderen Charakter hat als die alte, Platz. Nicht gerade uninteressant ist es, dass auf der Oberfläche des Chordagewebes bei erwachsenen Aalen das Chordaepithel fehlt, es hat eben schon seine Rolle ausgespielt, das Gewebe wächst, nachdem die Chorda eine bestimmte Dicke erreicht hat, nicht weiter. Auf die eben angegebene Weise lassen sich die Verhältnisse in diesem auf den ersten Blick sehr rätselhaften Falle leicht erklären, und man braucht, wie wir sehen nicht die Umwandlungen des einen Zellentypus in den anderen anzunehmen.

Die eigentlichen indifferenten Zellen des Chordagewebes sind die auf seiner Oberfläche liegenden Chordaepithelzellen (in embryonaler Zeit und bei jungen Tieren auch die Zellen am kaudalen Ende der Chorda!) Es sind das Zellen, deren Körper weder eine Vakuole enthält, noch auf seiner Oberfläche von einer erwähnenswerten Zellmembran oder einem Exoplasma umgeben ist. Die einzelnen dieser in einer Schichte liegenden Zellen sind untereinander mittelst Intercellularverbindungen verbunden, deutlich lässt sich dies jedenfalls nur in jenen Fällen erkennen, wo die Zellen grösser sind; da, wo sie so niedrig sind, wie das unsere Fig. 21,

Taf. XXXIX XL zeigt, lassen sich ihre näheren Verhältnisse kaum erkennen. Auch durch Teilungen der Chordaepithelzellen resultierende Chordagewebezellen sind anfangs indifferent, wenn auch schon nicht in dem Sinne, wie die Chordaepithelzellen, sie differenzieren sich aber schnell zu dem einen oder dem anderen Zellentypus, und so bestehen zwischen diesen letzteren eigentlich keine genetischen Beziehungen in der Art, dass etwa das vakuolisierte Gewebe einen Vorgänger des epidermoiden oder umgekehrt vorstellen musste.

Damit wir eine Grundlage zu einer näheren Schilderung der Wachstumserscheinungen des Exoplasmas der epidermoiden Chordazellen, denen der folgende Teil dieses Kapitels gewidmet sein soll, gewinnen, wollen wir früher die allgemeinen Verhältnisse einer „epidermoiden" Zelle von normalem Aussehen, das ist einer solchen, in der das Exoplasma etwa die mittlere Stufe seiner Entwickelung erreicht hat, beschreiben. Als Beispiel werden wir uns eine Chordazelle von Cobitis fossilis wählen, eine solche, wie sie z. B. unsere Fig. 36 der Taf. XLI XLII (in der Mitte) darstellt. Zum Vergleiche mit dieser wählen wir die auf derselben Entwickelungsstufe stehenden Chordazellen Fig. 25, 26 und 35 derselben Tafel. In allen diesen Fällen handelt es sich noch um vollkommen lebensfrische Zellen.

Wenn wir unsere Beschreibung von der Oberfläche der Zellen anfangen, so müssen wir da zuerst jene Schichte, die wir in unserer bisherigen Schilderung als Exoplasma bezeichnet haben, erwähnen. Es handelt sich da um eine die ganze peripherische Partie der Zelle einnehmende Schichte, deren Dicke in einigen unserer Fälle etwa ein Viertel des ganzen Durchmessers der Zelle beträgt. In der Regel ist diese Schichte vollkommen homogen. Sie ist entschieden etwas stärker, jedoch auf dieselbe Weise wie das Endoplasma färbbar. Am besten lässt sie sich mit sauren Farbstoffen, so mit Eosin oder Säurefuchsin färben; Hämalaun oder Hämatoxylin nimmt sie nur sehr wenig an, nicht mehr

als das Endoplasma auf. Ihre Reaktion gegen die Farbstoffe spricht entschieden nicht gegen unsere Annahme, dass es sich in dieser Schichte nur um ein verdichtetes Protoplasma handelt.

Wie das schon seine Homogenität und das stärkere Lichtbrechungsvermögen bezeugen, ist das Exoplasma viel fester als das innere Plasma. Seine Festigkeit erreicht jedenfalls die einer Knorpelgrundsubstanz nicht, doch muss sie immer als ziemlich bedeutend bezeichnet werden.

Oft findet man im Exoplasma feine Faserungen, die sich stark, doch mit denselben Mitteln färben lassen, wie das erstere selbst. Diese Faserungen gehören nicht zur eigentlichen Struktur des Exoplasmas, es handelt sich da um später entstandene Gebilde, um Gebilde, die vollständig mit den „Protoplasmafasern" Kromayer) oder den „Fibres unitives" (Renaut) der Epithelzellen übereinstimmen. Wir werden uns mit diesen im Exoplasma nur in einigen Fällen, also nicht allgemein vorkommenden Faserungen erst unten am Ende dieses Kapitels näher beschäftigen.

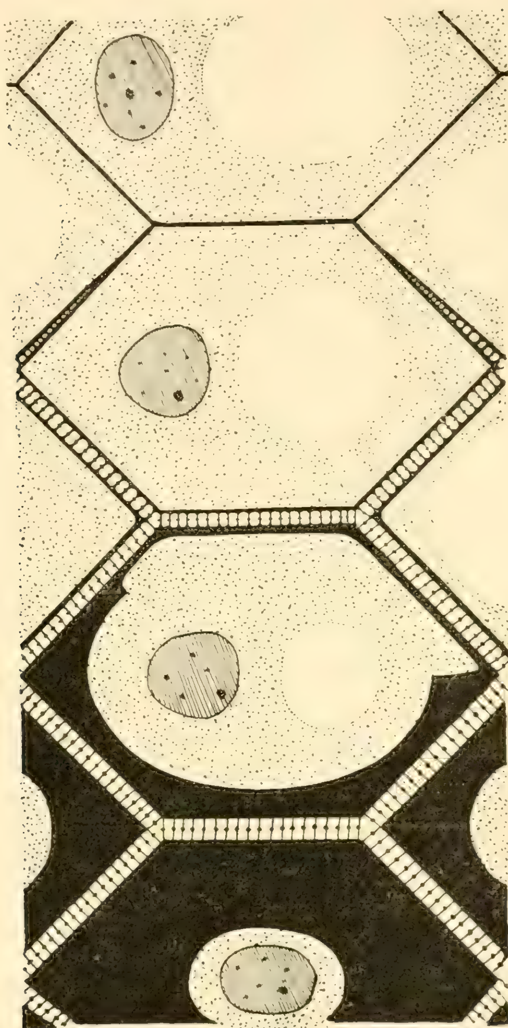
Das Exoplasma der einen Zelle steht mit dem der benachbarten mittelst der zwischen den einzelnen Intercellularvakuolen übrig bleibenden Substanzpartien, im Zusammenhange. Diese „Brücken" sind in fast jedem Falle in den epidermoiden Zellen exoplasmatisch und nur die in ihrer Mitte eingelagerten „Zwischenkörperchen" bestehen aus einer anderen, wesentlich dichteren Substanz.

Während sich das Exoplasma auf die Peripherie der Zellen beschränkt, wird das Innere der Zellen vom Endoplasma, Protoplasma sens. str., eingenommen. Dieses hat in der Regel das gewöhnliche Aussehen des Protoplasmas, wie man ihm anderswo in Gewebszellen, z. B. in Epithel oder Knorpelzellen begegnet. Es wird von grossen, hie und da auch von kleineren Vakuolen durchsetzt. Weiter über seine Eigenschaften sich auszubreiten, wäre überflüssig; der Vergleich mit den Knorpelzellen genügt da vollkommen. Nur in einigen oben schon einmal be-

sprochenen Fällen hat das Endoplasma eine dichtere Konsistenz, wir meinen da jene Fälle, in denen ein Exoplasma entweder nur ganz schwach vertreten ist oder vollkommen fehlt. In diesen Fällen ist das Endoplasma, wenn es nicht vollkommen etwa auf die Art des Exoplasmas homogen ist, wenigstens auffallend dicht gebaut (vgl. Taf. XXXIX/XL, Fig. 19, 20).[1]) Was für eine Bedeutung diese Erscheinung hat, lässt sich leicht erkennen. Da im ersteren Falle das Endoplasma aussen von der dichten und festen Exoplasmaschicht genügend geschützt war, brauchte es nicht besonders widerstandsfähig zu sein. Anders ist es da, wo das erstere wegfällt. In einem solchen Falle hängt die Festigkeit des ganzen Gewebes von der Festigkeit der einzigen vorhandenen Plasmaart ab, des Protoplasma sensu str. (Endoplasma) und dieses muss selbst etwas dichter werden. Wie wir sehen, wiederholt sich da dieselbe Erscheinung, wie wir sie bereits oben bei der Besprechung des Vorknorpelgewebes erwähnt haben. Die durch dünne Scheidewände voneinander getrennten Zellen dieses Gewebes haben bekanntlich (bis auf eine manchmal bemerkbare kleine Stelle in der Nähe des Kerns) ein homogenes Protoplasma, während die von fester Grundsubstanz umgebenen Knorpelzellen eine etwa spongiöse Struktur zeigen und entschieden nachgiebiger sind.

Wie sich die Vakuolen, die im Endoplasma der „epidermoiden" Chordazellen in der Regel vorkommen, verhalten, haben wir schon oben gesagt. Nur selten drängen sie den Kern zur Seite, man bemerkt dies nur in solchen Fällen, die uns Übergänge zwischen diesen und den Zellen des anderen Typus vorstellen (vgl. z. B. Taf. XLI/XLII, Fig. 33). Meistens lassen sie den Kern in der Mitte der Zelle liegen. In vielen Fällen vermissen wir auch die Vakuolen vollkommen, so dass die Ähnlichkeit der epidermoiden Zellen mit Epidermiszellen nur noch auffallender ist.

1) Nur selten, so z. B. bei Syngnathus lässt sich doch in einem solchen nackten Endoplasma (es handelt sich da aber um vakuolisierte Zellen!) eine Struktur beobachten (vergl. Taf. I, Fig. 28, 1897 c.).



Figur 5.

Schematische Darstellung des Dickenwachstums des Exoplasmas in Chordazellen des epidermoiden Typus. Die oberen Zellen noch mittelst einheitlicher Scheidewände (intercellulare Protoplasmaverdichtungen) voneinander abgegrenzt, diese spalten sich, wodurch selbständige Exoplasmen entstehen und diese verdrängen durch ihr Dickenwachstum endlich das Endoplasma auf die unmittelbare Umgebung des Zellkerns (unten in der Abb.)

Beide der gerade erwähnten Protoplasmaarten, das feinere Endoplasma und das dichte und feste Exoplasma sind, worauf wir hier besonders aufmerksam machen, voneinander durch eine vollkommen scharfe Grenze getrennt. Nur wenige, später zu besprechenden Fälle stellen da Ausnahmen vor. Was da auf den ersten Blick sehr auffallend ist, ist der Umstand, dass die betreffende Grenze immer einen regelmässig abgerundeten Raum einschliesst. Als Beispiele dazu führen wir unsere Abbildungen Taf. XXXIX/XL, Fig. 21, Taf. XLI/XLII, Fig. 23, 25, 33, 36 und unsere Textfigur 5 an. Wenn wir die Sache, um die es sich da handelt, genauer charakterisieren wollen, so können wir dies so thun, dass wir sagen, dass das Endoplasma im Inneren der Zelle immer eine wo möglich regelmässig kugelförmige Form behält; nur durch äussere Umstände, den im Gewebe herrschenden Druck z. B. kann sich aus der erwähnten ursprünglichen Form eine andere z. B. eine ovoide entwickeln. Ebenso wie ein Flüssigkeitstropfen in einem fremdartigen nachgiebigen Medium seine regelmässig kugelförmige Gestalt zu behalten trachtet, da bei einer solchen seine Oberfläche die geringste ist[1], ebenso verhält sich auch das flüssigere im Inneren des dichteren Exoplasmas einer epidermoiden Chordazelle eingeschlossene Endoplasma. Eine natürliche Folge des von uns gerade hervorgehobenen Verhaltens ist diejenige, dass die innere Kontur des Exoplasmas fast niemals mit der äusseren parallel sein kann; nur in den seltensten Fällen ist es nämlich möglich, dass die von allen Seiten einem Drucke ausgesetzten Chordazellen ebenso wie ihr Endoplasma eine kugelförmige Gestalt erhalten. In der grössten Anzahl der Fälle sind die Chordazellen polyedrisch und da ist es klar, dass an ihren Ecken das Exoplasma eine dickere Schichte bildet als zwischen denselben. In vielen Fällen sind die Chordazellen auch mit Fortsätzen versehen, und zwar

[1]) Beispiele dazu sehen wir z. B. gerade in den Vakuolen der Chordazellen.

entweder mit zweien, die von ihren entgegengesetzten Enden auslaufen, so dass ihre Gestalt als spindelförmig zu bezeichnen ist, oder mit einer grösseren Anzahl von solchen (Beispiele dazu stellen die Fig. 1—8, Taf. I unserer älteren Chordaarbeit 1897 c). Was solche Zellen betrifft, so sind die Fortsätze, in welche der Zellkörper ausläuft immer rein exoplasmatisch. Auch lange fadenförmige Zellen enthalten in ihrem Inneren nur kleine kugelförmige Endoplasmakörper.

Die gerade von uns hervorgehobene Eigenschaft des Exoplasmas, dass es nämlich den Zellkörper nicht als eine gleichmässige Schichte überzieht, sondern sehr verschiedene Verhältnisse in verschiedenen Partien der Zelloberfläche aufweist, ist sehr wichtig; es geht daraus deutlich hervor, dass das Exoplasma der Chordazellen obzwar es selbst aus einer Zellmembran hervorgegangen ist, auf den Namen „Zellmembran" keinen Anspruch machen kann. Statt um eine überall gleich dicke, den Zellkörper nur einhüllende Membran handelt es sich da schon um grössere Partien eines umgewandelten und verdichteten Protoplasmas.

F. E. Schulze, der die Nomenklatur der verschiedenen Oberflächenbildungen der Zellen regeln wollte (1896) versteht unter dem Namen „Zellmembran" jede in sich zusammenhängende häutige „Grenzschicht", „welche deutlich von dem Plasmakörper abgesetzt ist". Er fügt zu dieser Definition die weitere Bemerkung hinzu: „Umschliesst die Membran den Zellkörper allseitig, so heisst sie Pellicula; liegt sie demselben an der freien Fläche einseitig an, so heisst sie Cuticula". Wenn wir also unser Exoplasma absolut in eine der von Schulze aufgestellten Kategorien einreihen wollten, so müssten wir es mit dem für dasselbe doch absolut nicht passenden Namen „Pellicula" bezeichnen; dieser wäre da ebensowenig an der Stelle wie der Name „Zellmembran". Von allen den von Schulze vorgeschlagenen Namen würde sich am meisten der Name „Crusta" eignen, doch unter diesem versteht Schulze eine Verdichtung der Zelloberfläche, die all-

mählich in das unveränderte innere Protoplasma der Zellen übergeht, dies würde für unser Exoplasma nur in jenen äusserst seltenen Fällen stimmen, die wir weiter unten anzuführen gedenken. Es bleibt uns, wie aus allem dem, was wir da angeführt haben, hervorgeht, nichts anderes übrig als nach dem Vorgange von Renaut (1886, S. 282) den ganz gut klingenden Namen „Exoplasma“ zu benützen.

Die Schwierigkeiten, die sich betreff der Benennung der äusseren festen Protoplasmaschichte der Chordazellen erheben, bestehen nur betreff des epidermoiden Chordagewebes, auf das sich auch alle die oben von uns angeführten Einzelheiten beziehen. Im vakuolisierten, „blasigen“ Chordagewebe ist das Exoplasma, wie bekannt, so dünn und die lokalen Unterschiede in seiner Dicke so wenig auffallend, dass man da ohne weiters die Namen „Zellmembran“ resp. „Pellicula“ benützen könnte. Wenn wir uns auch hier der Benützung dieser Namen enthalten, geschieht dies deshalb, da doch eine einheitliche Nomenklatur für beide Typen des Chordagewebes eine absolute Notwendigkeit ist und da wir die Verhältnisse, die man in dem epidermoiden Chordagewebe vorfindet, für massgebend halten müssen. Mit diesem Typus des Chordagewebes wird man sich wegen seiner Eigenschaften doch immer mehr beschäftigen als mit dem zwar viel mehr verbreiteten, jedoch sehr wenig interessanten blasigen Chordagewebe.

Oben bei dem Besprechen der auffallend scharfen Grenzen zwischen Exo- und Endoplasma haben wir schon angedeutet, dass es auch Fälle geben kann, in denen diese Plasmaarten voneinander doch nicht so scharf begrenzt sind. Jetzt wollen wir eben diesen Fällen einige Worte widmen. Wir haben schon in unserer älteren Chordaarbeit (Fig. 13, Taf. I) davon eine Erwähnung gemacht, dass in der Chorda erwachsener Aale die beiden Plasmaarten allmählich in einander übergehen können; es handelte sich damals um die epidermoiden Chordazellen aus der unmittelbaren Nähe des Chorda-

stranges. Das Exoplasma scheint in solchen Zellen nicht besonders fest zu sein. Einen anderen Fall können wir jetzt von Belone acus verzeichnen. Im Exoplasma der Chordazellen dieses Teleostiers kommen stellenweise sehr reichlich die sog. Protoplasmafaserungen vor, die wir später unten besonders zu besprechen gedenken; nun können wir da sehen, dass einzelne von diesen auch in dem Endoplasma zu liegen kommen; gerade an solchen Stellen, wo die Faserungen von der einen Plasmaart in die andere übergehen, lässt sich zwischen diesen letzteren keine scharfe Grenze beobachten, beide gehen da allmählich in einander über (vergl. unsere Taf. XXXIX/XL, Fig. 18, Taf. XLI/XLII, Fig. 33.) Neben diesen Fällen können wir auch solche erwähnen, in denen beide Plasmaarten zwar durch eine scharfe Grenze gegeneinander abgegrenzt sind, in denen jedoch das Exoplasma sich trotzdem durch seine Struktur vom Endoplasma kaum viel unterscheiden lässt. Einen solchen haben wir in unserer Fig. 32, Taf. XLI/XLII abgebildet und haben da die etwa spongiöse Struktur des Exoplasmas anzudeuten gesucht. Das eine solche Struktur zeigende Exoplasma stellt eine grosse Ausnahme dar, es ist aber, wie es uns scheint nicht ohne jede Bedeutung. Wenn das homogene Aussehen des Exoplasmas wirklich, wie wir das oben gesagt haben, durch eine Verdichtung des ehemaligen primitiven Protoplasmas, das dabei hyalinisiert wird, geschieht, so hätten wir da in den von uns hervorgehobenen Fällen ein Exoplasma vor uns, bei dem die betreffende Umwandlung aus irgend welchen Gründen stellenweise nicht vollständig geschehen ist, so dass sich infolgedessen noch etwas von der ursprünglichen Struktur erkennen lässt.

Das Eigentümlichste, das man überhaupt am Exoplasma der Chordazellen bemerken kann, ist eben sein Dickenwachstum. Zu diesem eben werden wir jetzt nach dieser Unterbrechung wieder zurückkehren.

Schon der Zustand des Exoplasmas, den wir in den von

uns zu unseren bisherigen Schilderungen gewählten Beispielen gesehen haben (Taf. XLI/XLII, Fig. 25 oder 36) (der Durchmesser beträgt da, wie wir gesehen haben, etwa ein Viertel des ganzen Durchmessers der Zelle), muss einen länger währenden Bildungsprozess voraussetzen. Anderswo finden wir das Exoplasma in noch dickeren Schichten vor (vergl. z. B. unsere Fig. 30, Taf. XLI/XLII).

Es war uns möglich im Exoplasma der Chordazellen einige Zeichen zu finden, aus denen man mit einer gewissen Berechtigung auf die Art und Weise seines Zunehmens schliessen kann.

Wie dafür viele Umstände sprechen, lagert sich das Exoplasma von der Peripherie der Zellen angefangen gegen das Innere zu in dicken konzentrischen Schichten. In einzelnen Fällen ist es noch vollkommen gut möglich, solche Schichten oder Zonen durch gewisse Differenzen in ihrem Lichtbrechungs- und Färbungsvermögen voneinander zu unterscheiden[1]). In unseren Abbildungen haben wir eine Reihe von Beispielen zu dem, was wir betreff des Exoplasmas gesagt haben, geliefert. Wir weisen hier z. B. auf die Fig. 21, Taf. XXXIX/XL, Fig. 30, Taf. XLI/XLII und die Textfigur 6 (S. 443) hin. Einen besonders schönen Fall stellt die Fig. 35, Taf. XLI/XLII dar, die nach einem von Chorda dorsalis von Belone acus stammenden Präparate gezeichnet wurde. Die Exoplasmaschichten der betreffenden Zelle sind in diesem Falle vollkommen scharf gegeneinander abgegrenzt und sie haben, wie man z. B. durch den Vergleich mit unserer Fig. 39, Taf. XLIII/XLIV erkennen kann, das Aussehen von Knorpelkapseln eines Knorpels. Dunkel sich färbende Schichten treten da abwechselnd mit Schichten, die verschiedene Farbstoffe weniger stark aufzunehmen vermögen, auf, geradeso, wie das in der Grundsubstanz einiger Knorpel in

[1]) Solche Zonen muss man von den bei Eisenhämatoxylinfärbung leicht bemerkbaren sog. Spiegelfärbungen immer streng unterscheiden!

der Umgebung der hier dem Endoplasma entsprechenden Knorpelzellen der Fall zu sein pflegt.

Nicht immer sind die einzelnen Zonen des Exoplasmas voneinander so scharf abgegrenzt, wie wir das in der citierten Abbildung gesehen haben, manchmal sind sie durch allmähliche Übergänge miteinander verbunden und man kann oft die „Zonen" oder Schichten überhaupt nicht erkennen. Wo die dunkler sich färbenden Zonen sich bemerken lassen, findet man sie entweder auf der äusseren (Taf. XLI/XLII, Fig. 36), oder der inneren (Fig. 21, Taf. XXXIX/XL in der Mitte) Oberfläche des Exoplasmas, oft auch an beiden Stellen gleichzeitig. Wo eine dichtere Zone auf der Peripherie der Zelle allein sich befindet, hat sie manchmal vollkommen so ein Aussehen, als ob die Zelle aussen von einer besonderen, vom übrigen Exoplasma differenten Zellmembran umgeben wäre (vergl. Fig. 36, Taf. XLI/XLII), wo sie auf der inneren auftritt sieht sie etwa so wie eine Knorpelkapsel aus. Dass diese Zonen voneinander chemisch verschieden wären, lässt sich nicht denken, die Verschiedenheiten in ihrem Färbungsvermögen sind nur durch Verschiedenheiten in ihrer Konsistenz bedingt, wie übrigens auch das verschiedene Lichtbrechungsvermögen der einzelnen von ihnen beweist.

Der Prozess, auf dessen Existenz wir auf Grundlage der gerade näher besprochenen Erscheinungen geschlossen haben, schreitet während des Lebens der einzelnen epidermoiden Chordazellen weiter fort und stellenweise, hauptsächlich in den gegen die Mitte des Chordagewebes zu gelegenen Zellen kann endlich durch das in immer dickeren Schichten auftretende Exoplasma der ganze Raum der Zelle bis in die unmittelbare Nähe des Kerns eingenommen werden; von Endoplasma bleibt da endlich schon nichts mehr übrig[1]).

[1]) Die in Fig. 35, Taf. XLI/XLII dargestellte Zelle ist schon nahe einem solchen Zustande. Noch näher die Zelle in Fig. 21, Taf. XXXIX/XL ganz oben

Es handelt sich jetzt, nachdem wir einmal wissen, dass das Exoplasma bis zu einem solchen Extreme zunehmen kann, nur um das Wie dieses ganzen Prozesses. Vermehrt sich das Exoplasma wirklich nur auf die Kosten des Endoplasmas, so dass neue und neue Schichten des letzteren sich verdichten und homogen werden, oder hat das erstere auch selbst Fähigkeit, durch eigene Kraft die nötigen Stoffe von aussen in sich aufzunehmen und dadurch das Endoplasma nur passiv verdrängend, zu wachsen.

Der erstere dieser beiden hier gerade von uns hervorgehobenen Fälle kommt zweifellos vor, durch ihn haben wir bekanntlich seinerzeit das erste Auftreten des Exoplasmas in der Form der einfachen intercellularen Scheidewände erklärt, und dieser Prozess ist entschieden der ursprünglichere und wichtigere. Gewisse Umstände, auf die wir später aufmerksam machen werden, sprechen wieder dafür, dass dieser Bildungsmodus nicht lebenslang der einzige ist. Auch das Exoplasma hat sein eigenes Wachstumsvermögen, und bei der Verdickung desselben, wie wir ihr in höher differenzierten epidermoiden Chordazellen begegnen, handelt es sich nicht immer um einfache Umbildung des Endoplasmas.

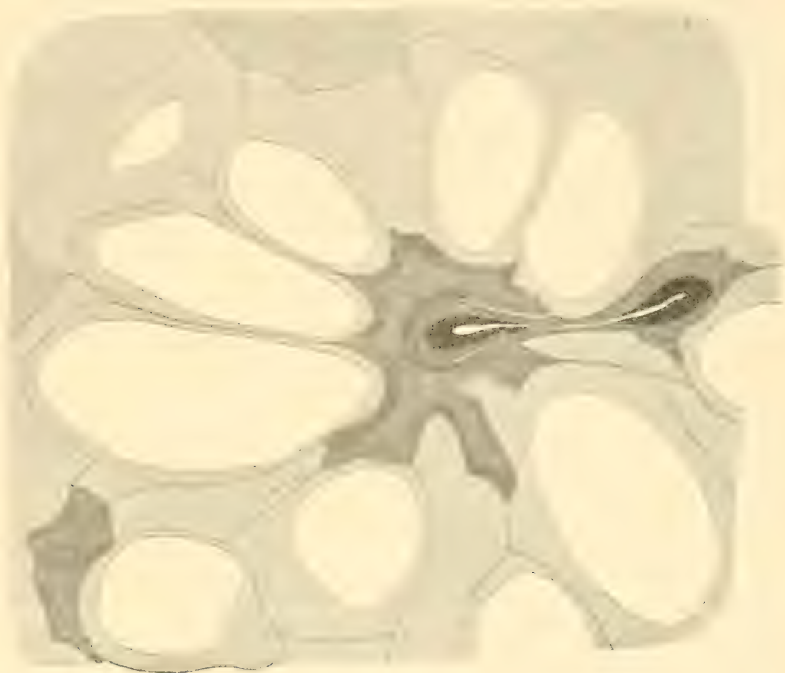
Das Endresultat des ganzen Prozesses, wenn man ihn schon auf diese oder jene Weise erklärt, ist immer dasselbe: Wenn der Prozess lange genug dauert, besteht am Ende immer die ganze Zelle, die am Anfange ihrer Entwickelung nur aus dem eigentlichen Protoplasma bestand, wieder nur aus einer einzigen Plasmaart, diesmal aus dem dichten Exoplasma[1]).

Es ist klar, dass das Leben der Zelle nur an das innere Protoplasma, das Endoplasma (Protoplasma sensu str.) gebunden sein kann oder von diesem abhängig ist. Dass dem wirklich

oder die Fig. 29. Vergleiche weiter die Fig. 1 und 5, Taf. I und hauptsächlich die Fig. 8, Taf. II unserer älteren Chordaarbeit; die letzteren stellen gerade die Bildung des Chordastranges dar.

[1]) Vergleiche Taf. 1, Fig. 16, 22 unserer älteren Arbeit (1897c); die zweite der da abgebildeten Zellen ist bereits eine atrophierende Zelle.

so ist, können wir am besten daraus erkennen, dass sobald der Verdickungsprozess des Exoplasmas so weit fortgeschritten ist, dass dasselbe bis zum Kern reicht, dieser zu Grunde geht. Wir müssen annehmen, dass dies erst dann geschieht, wenn



Figur 6.

Die centrale Partie des Chordagewebes einer Larve (Montée) von Anguilla fluviatilis. Die im Centrum der Chorda sich befindenden Zellen atrophieren und schrumpfen zu einer Art von Chordastrang (ein wirklicher Chordastrang fehlt hier noch). Ausser den centralen Zellen atrophieren noch einzelne im Gewebe an verschiedenen Stellen sich befindende Zellen. In der Abbildung ist Teil einer solchen (unten links) dargestellt. Fixierung: Sublimat. Färbung: Eisenhämatoxylin. Vergrösserung: Zeiss, homog. Imm. 1./12. Oc. 4.

auch die allerletzten, mit unseren Mitteln schon nicht mehr nachweisbaren Reste des Protoplasmas verschwunden sind; anders könnte man sich nicht den Umstand erklären, dass man hie und da doch Zellen findet, deren Kern scheinbar ausschliesslich von

Exoplasma umgeben ist (Vgl. Fig. 29.) In der Regel sieht man solche Zellen, in denen der Zellkern sein ursprüngliches Aussehen allmählich verliert und deutlich schrumpft, vollständig zu Grunde gehen [1]). Die Art und Weise, auf die die Zellen zu Grunde gehen, können wir etwa als Atrophie bezeichnen. Der ganze Zellkörper schrumpft auffallend, und die ihn zusammensetzende, ehemals plasmatische Substanz bekommt infolgedessen ein noch viel stärkeres Lichtbrechungsvermögen als ihr während des Lebens eigen war. Ebenfalls können wir jetzt beobachten, dass sich die verdichtete Substanz des Zellkörpers, die schon an sich sehr dunkel ist, mit den meisten Farbstoffen intensiv färben lässt; die Zellen erscheinen z. B. an Eisenhämatoxylinpräparaten auch dann, wenn solche stark entfärbt wurden, intensiv schwarz; die Farbe hält sich in ihnen jedenfalls wegen ihrer Dichtigkeit auf (vgl. Textfigur 6). Da der sogenannte Chordastrang, wie das bereits oben gesagt wurde, ausschliesslich aus solchen zu Grunde gehenden Zellen gebildet ist, so erscheint derselbe auf in der eben angedeuteten Weise gefärbten Präparaten intensiv gefärbt und hebt sich deshalb in der Mitte des Gewebes sehr auffallend hervor [2]).

Der ganze Prozess erinnert in einigen Beziehungen auffallend an den Verhornungsprozess in Epithelien. Auch bei diesem gehen die einmal verhornten Zellen schliesslich zu Grunde, da sie sich jedoch auf der freien Oberfläche des Gewebes befinden, können sie abgeworfen werden, während die atrophierenden Chordazellen in der Mitte des Gewebes zum Chordastrang zusammengedrückt werden [3]). Der Chordastrang

[1]) Dieselbe Erscheinung haben wir schon oben bei der Besprechung der allerletzten Stadien des Vakuolisationsprozesses der Chordazellen erwähnt.

[2]) Vgl. auch die Abbildungen in unserer älteren Chordaarbeit, Taf. II, Fig. 7.

[3]) Sie schmelzen hier manchmal sogar zusammen, Einen (den einzigen uns bekannten!) hierher gehörenden Fall haben wir in unserer älteren Arbeit beschrieben. Es handelte sich damals um die Chorda dorsalis eines Exemplares von Ophidium barbatum, in deren Mitte die zusammengeschmolzenen Zellen eine kompakte Achse gebildet haben (Taf. II, Fig. 7, 8. 1897 c). Bei anderen seit der Zeit in dieser Beziehung untersuchten Exemplaren von Ophidium konnten wir diese eigentümlichen Verhältnisse nicht mehr finden.

entspricht wirklich in einem gewissen Sinne der Hornschicht der Epidermis; wie in einer solchen, so müssen wir auch an der genannten Stelle die ältesten Zellen des Gewebes zu suchen.

In Einzelheiten verhält sich die Sache bei jedem der erwähnten Prozesse vollkommen verschieden. Was die verhornenden Zellen betrifft, so sehen wir, dass sich in ihnen lange, bevor sie durch Verhornung zu Grunde gehen, eine besondere Substanz, das Keratin in der Form kleiner Körnchen ablagert. Von etwas ähnlichem kann in unserem Falle im Chordagewebe keine Rede sein. Auch darin ist ein wichtiger Unterschied, dass, während der Verhornungsprozess die Zellen erst am Ende ihres Lebens betrifft, die Protoplasmaverdichtung, der wir in Chordazellen begegnen, lebenslang dauert und es handelt sich in ihr um einen Prozess, der anderswo unter normalen Verhältnissen nicht zum Tode der Zellen führen muss.

An den über das Zugrundegehen der Chordazellen handelnden Abschnitt lassen sich einige Bemerkungen über die bisher wenig bekannten progressiven Prozesse im Chordagewebe anknüpfen, wir meinen da solche, durch welche in ihm neue Zellen gebildet werden. Die natürliche Keimschichte des Chordaepithels ist, wie es allgemein bekannt ist, das Chordaepithel, und hier vorzugsweise werden unter normalen Verhältnissen durch Teilung der bestehenden, neue Chordagewebszellen gebildet. Die Zellen des Chordagewebes teilen sich in der Regel schon nicht weiter, die vakuolisierten Zellen sind übrigens so stark verändert, dass sie einer Teilung nicht fähig, sind und auch in den epidermoiden Zellen war es uns nicht möglich, die geringsten Spuren nach einem Teilungsprozesse zu finden. Trotzdem muss man annehmen, dass, wenn auch in den allerseltensten Fällen solche Teilungserscheinungen vorkommen, wenn sie auch für das Wachstum des Gewebes als Ganzes schon nicht die geringste Bedeutung haben.

Es ist das Ebner, dem es gelungen ist, deutliche Zeichen einer Zellteilung an epidermoiden Chordazellen zu finden. Es

teilt sich, wie man nach den Angaben und Abbildungen (Ebner, 1896, Taf. IV, Fig. 14, 15) dieses Forschers schliessen kann, nicht die Gesamtzelle, sondern nur das Endoplasma allein, wobei das Exoplasma die durch Teilungsprozess neu entstandenen Zellen etwa wie eine Kapsel umgiebt[1]). Die einzelnen der kleinen Zellen bilden an ihrer Oberfläche wieder neue, ganz dünne Exoplasmaschichten, und das Ganze hat jetzt von weitem das Aussehen etwa einer isogenen Gruppe aus dem Knorpelgewebe. Dass sich die Zellen teilen können, kann nicht wunder nehmen, wenn man bedenkt, dass das Endoplasma der Zellen eigentlich vollkommen lebensfrisch ist, nicht jedenfalls weniger als das einer Knorpelzelle; wir verweisen nur auf unsere Abbildungen der Taf. XXXIX bis XLII, an denen viele solche Zellen dargestellt sind. Wenn auch der Prozess, den wir da erwähnen, an sich allein nicht wichtig ist, so muss man ihm, wenn wir das Chordagewebe mit dem Knorpel vergleichen wollen, eine hohe Bedeutung zuschreiben.

Wenn wir bisher von dem Untergange der Chordazellen gesprochen haben, haben wir immer nur den Chordastrang und überhaupt die centrale Partie des Chordagewebes im Sinne gehabt. Wir sagten, dass hier als in dem ältesten Teile des Chordagewebes in der Regel die Chordazellen zu Grunde zu gehen pflegen. Jetzt wollen wir darauf aufmerksam machen, dass abgesehen davon, auch an den verschiedensten Stellen des

1) „Elemente höchst eigentümlicher Art sind die faserig differenzierten und mit Stacheln versehenen Zellen der Hechtchorda, welche in ihrem Inneren mit besonderen Membranen versehene Blasen einschliessen. Wie diese Elemente entstehen, ist unbekannt; es wäre möglich, dass die Wände einer Reihe von vakuolisierten Chordazellen sich verdicken und dann faserig differenzieren und endlich sekundär neuerdings homogenen Membranen um die einzelnen Zellen bilden; wahrscheinlicher aber ist es, dass die einzelnen Zellen sich zu faserigen Stachelzellen umwandeln und dann sekundär der Protoplasmakörper im Inneren sich ein- oder mehrmal teilt, worauf um die Teilstücke, nach Vakuolisierung derselben sich neuerdings Membranen bilden, wie sie bei typischen Chordazellen auftreten“. (Ebner, 1896, S. 33.)

Chordagewebes, auch ganz nahe an der Peripherie desselben, einzelne Zellen aus unbekannten Gründen atrophieren können. Wenn der betreffende Prozess noch nicht seinen Höhepunkt erreicht hat, so behalten die Zellen noch ihre ursprüngliche Form, später, mit der fortschreitenden Atrophie ihrer Körper schrumpfen sie zu stark lichtbrechenden, an sich schon dunklen und dazu noch stärker färbbaren Klumpen oder Strängen zusammen. Beim ersten Anblick kann man da, wo es sich um solche zu Strängen geschrumpfte Zellen handelt, oft so einen Eindruck bekommen, als ob es sich da um besondere elastische Stränge im Inneren des Chordagewebes handeln würde. Im Chordastrang bekommen zwar die atrophierenden und stark schrumpfenden Zellen auch solche strangförmige Gestalt, wie wir sie hier erwähnt haben und sind ebenso lichtbrechend, doch da sie hier massenhaft auftreten und ein dichtes, kaum entwirrbares Gewebe, an dem man nichts, was besonders erwähnungswert wäre, beobachten kann, bilden, sind die Verhältnisse hier nicht so auffallend wie dort, wo die atrophierenden Zellen mitten im vollkommen frischen Gewebe liegen. Besonders an mit Eisenhämatoxylin gefärbten Präparaten lassen sich solche Zellen, da ihre Substanz den Farbstoff sehr stark aufnimmt und bei der Differenzierung nicht lässt, durch ihre intensiv schwarze Färbung leicht erkennen. Wir haben solche atrophierte im sonst frischem Gewebe liegende Zellen z. B, in dem von uns schon so oft erwähnten Chordagewebe von Belone acus (an einigen Stellen desselben) gefunden. Man kann da alle die einzelnen Stadien des zur Atrophie führenden Prozesses leicht verfolgen. Es scheint uns nach dem, was wir hier sowie auch beim Aale (Montée) finden, dass die Zellen im Chordagewebe manchmal auch dann zu Grunde gehen, wenn sie noch etwas Endoplasma enthalten, ohne dass man die Ursache des Zugrundegehen ahnen könnte. Die Anfangsstadien dieser Prozesse lassen sich immer dadurch erkennen, dass sich das Exoplasma der sich verändernden Zellen

mit Eisenhämatoxylin intensiver zu färben anfängt und lichtbrechender wird, als das der umgebenden Zellen. Besonders in dem gerade erwähnten Chordagewebe von Montée lassen sich solche Verhältnisse vielfach nachweisen. Man findet hier z. B. auch, dass die zu Grunde gehenden epidermoiden Zellen, wenn sie absterben, in ihrem Inneren ihre Vakuole behalten, so dass es scheinen kann, als ob es sich da um atrophierende vakuolisierende Zellen handeln würde (vergl. unsere Textfig. 6, S. 443). Wie man schon aus diesen Angaben sieht, herrscht in diesen Prozessen eine grosse Mannigfaltigkeit.

Einen besonders schönen Fall der von uns gerade besprochenen Atrophie der Chordazellen haben wir in einigen von Belone stammenden Präparaten gefunden. Wir fanden hier, dass an einer Stelle das Chordagewebe sehr regelmässig aus lebensfrischen und atrophierenden Zellen zusammengesetzt ist und zwar so, dass immer zwischen je zwei frische Zellen eine atrophierende eingelagert ist (vergl. Taf. XLI/XLII, Fig. 35). Das Gewebe bekommt dadurch ein ganz eigentümliches Aussehen. Es scheint bei der Benützung einer schwächeren Vergrösserung, als ob da die frischen Chordazellen durch eine besondere stärker sich färbende Grundsubstanz von einander getrennt wären. Erst bei der Benützung einer Immersion sieht man sofort zwischen den lebenden und atrophierten Zellen überall die noch erhaltenen Intercellularlücken und Brücken, und so erklärt sich leicht der wahre Sachverhalt[1]).

Der Untergang vereinzelter Zellen im Chordagewebe, auf den wir gerade aufmerksam gemacht haben, erinnert ungemein

1) Dass sich auch zwischen den schon atrophierenden Chordazellen die Intercellularbrücken erhalten, kann nicht überraschen. Auch zwischen den verhornenden Epidermiszellen bleiben, wie wir z. B. aus den Untersuchungen von Hans Rabl (1896) wissen, die betreffenden Strukturen lange erhalten. Im Chordastrange erhalten sich dieselben höchstens an der Peripherie desselben, in der Mitte sind die Reste der ehemaligen Zellen so zusammengepresst, dass keine Lücke zwischen ihnen mehr übrig bleibt.

an analoge Prozesse, denen man auch in anderen Geweben, und in erster Reihe im Knorpelgewebe, begegnen kann. Wir haben schon im ersten Kapitel dieser Arbeit von dem Untergehen einzelner Zellen bei der Chondrogenese und auch während des späteren Lebens des Knorpelgewebes gesprochen. Der Untergang der Zellen im Chordagewebe unterscheidet sich nun von dem dort besprochenen durch einen wesentlichen Umstand, und zwar dadurch, dass hier die Zellen, auch nachdem sie sich in die der Grundsubstanz des Knorpels analoge Exoplasmasubstanz umgewandelt haben, immer noch ihre Individualität behalten, und nirgends, mit der einzigen Ausnahme jenes unten auf Seite 459 besprochenen Ausnahmefalles, miteinander verschmelzen. Die umgewandelten Zellen bleiben zwischen den noch vollkommen normalen, lebensfrischen liegen, von denen sie sich durch die oben angegebenen Eigenschaften auf den ersten Blick unterscheiden lassen. Im Knorpelgewebe ist dies, soviel uns wenigstens bekannt ist, anders, hier verlieren sich die zu Grunde gehenden Zellen zuletzt in der protochondralen Grundsubstanz des Gewebes vollkommen, sie werden derselben vollkommen assimiliert.

Wir haben bisher nur von dem Wachstum des Exoplasmas, von den dadurch bedingten Veränderungen und von der Atrophie der Zellen gesprochen, auf die Art und Weise, wie eigentlich das Exoplasma wächst, sind wir bisher nur teilweise eingegangen und doch haben wir früher versprochen, noch einmal zu der Frage, ob das Exoplasma nur durch fortschreitende Umwandlung des Endoplasmas wächst, oder ob es auch eines selbständigen Wachstums fähig ist, zurückzukommen. Wir wollen dies jetzt thun und zwar dadurch, dass wir einige an sich schon äusserst interessante Fälle, die entschieden zu Gunsten der zweiten Ansicht zu sprechen scheinen, ausführlicher beschreiben.

Die Chordazellen, auf welche wir da wegen gewisser Eigentümlichkeiten aufmerksam machen wollen, zeichnen sich dadurch aus, dass ihr Endoplasma von Exoplasma bedeutend zurückge-

zogen ist und mit ihm nur mittelst feiner fadenförmigen Fortsätze im Zusammenhange bleibt. Die Sache bekommt infolge der gerade erwähnten Umstände etwa so ein Aussehen, als ob es sich da um zwei ineinander eingeschachtelte Zellen handeln würde, eine Exoplasma- und eine Endoplasmazelle, von denen nur die zweite einen Zellkern besitzen würde.

Die Zellen von einem solchen Aussehen, wie wir es gerade kurz charakterisiert haben, kommen im epidermoiden Chordagewebe einiger Teleostier vor. Bisher haben wir sie bei Carassius auratus, wo sie sogar überwiegend sind, stellenweise auch bei Belone acus nachgewiesen. Wir liefern in unseren Figg. 25, 26 u. 31 der Taf. XLI/XLII Abbildungen von ihnen.

Ihre Form ist wirklich höchst eigentümlich und zwar nicht nur als Chordazellen; sie stehen auch sonst unter den Gewebszellen der Wirbeltiere fast vereinzelt da. In den Epithelien der Körperoberfläche kommen zwar auch bei Vertebraten hie und da Zellen vor, deren Endoplasma vom Exoplasma zurückgezogen ist, doch immer ist der allgemeine Charakter solcher ein anderer. Am ehesten lassen sie sich noch mit den sog. Knorpelzellen gewisser Cölenteraten, Campanularia, Limnocodium (Entodermzellen der Tentakel), weiter den Zellen der knorpeligen Achse der Tentakel von Spirographis vergleichen.

Die Ähnlichkeiten beziehen sich da jedenfalls nur auf das Verhalten des Endoplasmas, das Exoplasma verhält sich in den einzelnen Fällen etwas verschieden. Ebenfalls erinnern unsere Zellen an Pflanzenzellen, in denen oft das Protoplasma durch das Auftreten der Flüssigkeitsvakuolen auch in der Mitte der Zellen konzentriert sein kann. Der Unterschied besteht da darin, dass in Pflanzenzellen immer auch an der inneren Oberfläche der Zellmembran ein dünner Protoplasmaüberzug erhalten bleibt, während in unserem Falle so etwas ganz sicher nicht vorkommt.

Das Exoplasma der Zellen hat vollkommen dasselbe Aussehen wie in allen anderen von uns untersuchten epidermoiden

Chordazellen. Meistens ist es, wie das unsere Abbildungen zeigen, schon erheblich dick. Seine Oberfläche ist vollkommen scharf umgrenzt und ist mit der der benachbarten Zellen mittelst feiner Intercellularbrücken verbunden, von denen sich jedoch, da die Intercellularlücken zwischen solchen Zellen äusserst eng sind, nichts mehr beobachten lässt als die Reihe der intensiv gefärbten „Zwischenkörperchen". In seinem Inneren enthält das Exoplasma einen regelmässig abgerundeten Raum, in dem sich eben das Endoplasma befindet[1]).

Die „Endoplasmazelle", denn von einer solchen darf man da, weil alles Übrige schon den Wert einer Zelle verloren hat, reden, ist meistens ganz klein. Ihr Körper beschränkt sich meistens nur auf die unmittelbare Umgebung des Kerns und ist aus einem granulierten ziemlich dichten Protoplasma gebaut. Mit Exoplasma hängt die Endoplasmazelle mittelst mehr oder weniger zahlreicher (in einigen Fällen auch nur sehr spärlicher) Fortsätze zusammen. Diese sind in der unmittelbaren Nähe des Zellkörpers dicker und verjüngen sich meistens von da angefangen. Die ganze Form der Endoplasmazelle ist etwa als sternförmig oder wie diejenige gewisser Neurogliazellen als spinnenförmig zu bezeichnen. In jenen Fällen, wo der Zellkörper etwas grösser und die Fortsätze etwas zahlreicher sind, hat eine sie enthaltende Chordazelle von weitem etwa so ein Aussehen, als ob in ihrer Mitte in einer Höhle ein kleines Actinosphaerium oder ein anderes ähnliches Protozoon liegen würde. Unsere Abbildungen belehren übrigens am besten über die Gestalt der Endoplasmazellen. In der Regel nimmt eine Endoplasmazelle die Mitte des für sie bestimmten Raumes ein, nur ausnahmsweise kann sie excentrisch liegen oder sich sogar dicht dem Exoplasma anschmiegen; in diesem letzteren Falle ist es jeden-

[1]) Die regelmässige Form des, da das Endoplasma ganz klein ist, im Leben grösstenteils von einer Flüssigkeit eingenommenen Raumes ist sehr auffallend.

falls nicht ausgeschlossen, dass es sich um eine Wirkung der Fixierungsmittel handelt.

Wenn man die Zellen, um die es sich da handelt, bei einer etwas schwächeren Vergrösserung untersucht, so bekommt man zuerst gar nicht so einen Eindruck als ob das Exoplasma zu dem Endoplasma als ein Teil einer und derselben Zelle zugehören würde. Es scheint vielmehr, dass wir da nur mit durch scharfe Linien voneinander abgegrenzten Territorien einer sonst überall zusammenhängenden Grundsubstanz, in der die eigentlichen Zellen eingelagert sind, was zu thun haben. Wenn man die Sache vom physiologischen Standpunkt aus betrachtet, muss man einsehen, dass wirklich allein das Endoplasma den Namen „Zelle" verdient, während das Exoplasma, obzwar es auch zu der „Gesamtzelle" gehört, wirklich keine grössere Rolle im Leben des Gewebes spielt als anderswo eben nur eine Grundsubstanz.

Wie man sich dieses Zurückziehen des Endoplasmas vom Exoplasma vorstellen soll, ist ziemlich schwer zu sagen, am ehesten kann man sich das so vorstellen, dass an der Grenze zwischen beiden Plasmaarten eine Schichte von Vakuolen erscheint, die dann eine Trennung beider voneinander verursacht. Wenn man solche Bilder berücksichtigt, wie sie unsere Fig. 36, Taf. XLI XLII darstellt, so könnte man sich diesen Prozess auf diese Weise und als sehr einfach vorstellen, doch, wenn man wieder auf solche, wie wir sie in unserer Fig. 34, Taf. XLI/XLII dargestellt haben, Rücksicht nimmt, so erkennt man, dass eine solche Erklärung doch nicht für alle Fälle passen muss; vielleicht vollzieht sich hie und da die Zurückziehung des Endoplasmas ganz allmählich und an der ganzen Peripherie des Exoplasmas auf einmal.

Gerade zu der Abbildung, die wir da zuletzt citiert haben, müssen wir noch einmal zurückkehren. Sie stellt eine abnormale Zelle aus der Chorda dorsalis von Belone vor. Auch hier hat sich das Endoplasma vom Exoplasma zurückgezogen. Die Endo-

plasmazelle hat jedoch in der folgenden Zeit eine weitere Exoplasmaschichte auf ihrer Oberfläche ausgebildet, und so sehen wir da im Inneren des alten Exoplasmas eine vollkommen ausgebildete und differenzierte aus Exo- und Endoplasma bestehende Chordazelle, die sich nur dadurch von den gewöhnlichen Chordazellen unterscheidet, dass da das Endoplasma durch keine scharfe Grenze vom Exoplasma abgegrenzt ist, sondern allmählich in dasselbe übergeht, ein Umstand, der uns an dieser Stelle schon nicht mehr interessieren muss. Da sich in dem gerade besprochenen Falle das Endoplasma seinerzeit vom Exoplasma nur wenig zurückgezogen hat, sehen wir jetzt zwischen der alten und der neuen Exoplasmaschichte nur eine enge Lücke, welche durch fadenförmige Verbindungen, ehemalige Fortsätze der Endoplasmazelle, überbrückt wird. Ähnliche Fälle in verschiedensten Modifikationen haben wir bei Belone an einigen Stellen des Chordagewebes in grosser Anzahl gefunden: hier haben wir nur einen der interessanteren beschrieben und abgebildet.

Wir geben an dieser Stelle nähere Angaben über die Chordazellen mit sternförmigem Exoplasma nicht vielleicht nur deshalb, da sie schon an sich selbst höchst interessant sind, sondern auch deshalb, da sie uns bei der Lösung der oben aufgeworfenen Frage nach der eigentlichen Art und Weise der Wachstumsvorgänge im Exoplasma behilflich sein können.

Wir haben oben gesagt, dass durch die fadenförmigen Fortsätze der Endoplasmazellen deren Körper mit der peripheren Exoplasmaschichte im Zusammenhange stehen. An den meisten Zellen können wir ganz deutlich beobachten, wie sich diese Fortsätze an die glatte innere Oberfläche des Exoplasmas, die schon von keiner nachweisbaren Endoplasmaschichte überzogen erscheint, ansetzen und daselbst endigen. Erst bei einer aufmerksamen Untersuchung und bei der Benutzung eines guten Immersionssystemes kann man an einzelnen Zellen, nicht an allen, beobachten, dass alle die Fortsätze an der angegebenen Stelle doch

nicht endigen. Einzelne und zwar hauptsächlich die stärkeren Fortsätze lassen sich noch weiter bis in das Innere des Exoplasmas verfolgen, wo man sie erst in einer gewissen Entfernung von der inneren Oberfläche desselben endigen sieht. Nur die kleineren, dünneren Fortsätze setzen sich wirklich direkt an der inneren Oberfläche des Exoplasmas fest oder wenn einzelne von ihnen doch in das Innere derselben eindringen sollten, lässt sich das wenigstens bei ihrer Kleinheit nicht beobachten (vergl. die Fig. 30, Taf. XLI/XLII)[1]. Wenn wir nun solche Zellen näher untersuchen, so gelingt es uns im Inneren ihres Exoplasmas, in dem Niveau, wo die ersteren der endoplasmatischen Fortsätze endigen, eine scharfe, kreisrunde, mehr oder weniger deutliche, oft auch nur teilweise erhaltene scharfe Kontur finden, die etwa parallel mit der inneren Oberfläche der Exoplasmaschichte verläuft. Es ist kein Zweifel da, dass diese Kontur, an welcher wir einzelne dickere Endoplasmafortsätze endigen sehen, wirklich der ehemaligen inneren Oberfläche des seit der Zeit an Dicke zugenommenen Exoplasmas entspricht. Wir sehen daraus, dass das Exoplasma auf seiner inneren Oberfläche bei seinem Wachstum neue konzentrische Schichten ablagert, wir aber erkennen gleich, dass diese Schichten (wenigstens in der späteren Zeit) nicht auf die Kosten des Endoplasmas entstehen, sondern dass das Exoplasma auch eines selbständigen Wachstums fähig ist. Indem es an seiner inneren Oberfläche schichtenweise an Dicke zunimmt, nimmt es die fadenförmigen, an seine Oberfläche sich anheftenden Endoplasmafortsätze in sich auf, ohne sie jedoch, wie man das deutlich erkennen kann, zu assimilieren, es schliesst sie nur einfach in seine Masse ein. Man kann zwar annehmen, dass die zum Wachstum des Exoplasmas nötigen Stoffe vom Endoplasma stammen und durch die Fortsätze desselben in das Exoplasma überführt werden, doch das eine ist

[1]) Die Endoplasmafädchen innerhalb der Exoplamasschicht sind hier viel schärfer gezeichnet als sie in der Wirklichkeit erscheinen.

klar, dass in solchen Fällen wie die unseren sind, die Verwendung derselben beim Wachstum das Exoplasma selbst besorgt. Neben einer solchen Erklärung, wie wir sie da ausgesprochen haben, ist es jedoch auch möglich, dass die betreffenden Stoffe direkt von aussen aus dem in dem Intercellularlückensysteme kreisenden Lymphstrome stammen und dass das Exoplasma vom Endoplasma ganz unabhängig ist, indem es selbst die betreffenden Stoffe übernimmt und sie selbst zu seinen Zwecken verwendet. Eine Entscheidung darüber, welche von diesen zuletzt angeführten Möglichkeiten der Wirklichkeit entspricht, ist uns nicht möglich zu geben; in jedem Falle sprechen die von uns beobachteten Verhältnisse, wenn man sie schon so oder so deutet, dafür, dass das Exoplasma keinenfalls so vollständig vom Endoplasma abhängig ist, wie man das meistens zu glauben geneigt ist.

Das Zunehmen des Exoplasmas, um das es sich bisher gehandelt hat, kann in gewissen Fällen soweit fortschreiten, bis endlich die ganze spinnenförmige oder sternförmige (wenn die Ausläufer dicker sind) Endoplasmazelle vom Exoplasma vollkommen eingeschlossen wird. Da ihre Fortsätze bei dem Wachstum des Exoplasmas nicht umgewandelt werden, sondern bestehen bleiben, so bekommen wir am Ende des ganzen Prozesses eine sternförmige von allen Seiten im Exoplasma fest eingeschlossene endoplasmatische Chordazelle, die vollkommen das Aussehen von gewissen sternförmigen Knorpelzellen, wie man solchen bei Selachiern oder Cephalopoden begegnen kann, hat. Das Exoplasma würde natürlich bei diesem Vergleiche der Grundsubstanz entsprechen. (Taf. XLI/XLII, Fig. 27.)

Zu dem, was wir hier betreff der allerletzten Stadien des Verdickungsprozesses des Exoplasmas, wie wir sie in diesem speziellen Zellentypus beobachten, angeführt haben, müssen wir die Bemerkung beifügen, dass wir so veränderte Zellen, wie wir sie zuletzt beschrieben haben, nur in einem einzigen Falle und

zwar bei Carassius auratus gefunden haben. Der Verdickungsprozess des Exoplasmas schreitet, wie man daraus sieht, in dieser Zellart jedenfalls nur äusserst selten soweit, wie wir das eben gesehen haben.

Die epidermoiden Chordazellen des letzteren Typus, diejenigen mit einer spinnenförmigen endoplasmatischen Innenzelle verdienen noch von einem anderen Standpunkte aus betrachtet unsere volle Aufmerksamkeit. Wie wir sehen, hat sich da das Endoplasma vom Exoplasma wirklich isoliert und stellt uns nun selbst eine Zelle, eine vollkommen frische Zelle dar, der nichts im Wege steht, dass sie sich innerhalb der alten Exoplasmahülle auch weiter durch Teilung vermehre. Das Exoplasma verhält sich dabei im ganzen nicht anders wie etwa die Knorpelkapseln des hyalinen Knorpels. Innerhalb der alten Zellen würden auf diese Weise wieder neue entstehen, die auf ihren Oberflächen wieder neue Exoplasmaschichten auszuscheiden vermögen. Auf eine solche und nicht andere Weise lassen sich die von Ebner (1896) seinerzeit beschriebenen und von uns übrigens (S. 446) schon erwähnten Fälle erklären, in denen man in dem Inneren von epidermoiden „Gesamtzellen" wirklich kleinen neugebildeten Zellen begegnet.

Am Anfange dieses über das Chordagewebe handelnden Kapitels haben wir darauf aufmerksam gemacht, dass das Chordagewebe, obzwar es nach seiner Bauweise beurteilt, entschieden in die Reihe der Epithelgewebe gehört und von diesen die grösste Verwandtschaft mit der Epidermis (Stachelzellenschichte) aufweist, auf der anderen Seite wieder gewisse Eigentümlichkeiten hat, die nirgends anderswo als nur im Knorpelgewebe, also einer Stützsubstanz, ihre Analogie finden. Jetzt, nachdem wir die wichtigsten Eigenschaften des Chordagewebes geschildert haben, begreifen wir leicht, worin diese Ähnlichkeiten zwischen den sonst morphologisch ziemlich weit voneinander entfernten Geweben bestehen. Die Ähnlichkeiten dieser Gewebe sind, wenn

man, wie wir das übrigens im Verlaufe unserer Schilderungen einigemal angedeutet haben, das Exoplasma der Chordazellen mit der Grundsubstanz des Knorpels vergleicht, auf den ersten Blick zu erkennen. Das Epithelgewebe, dessen Zellen das Exoplasma in der Regel nur in der Form von dünnen Zellmembranen entwickeln, erinnert bei weitem nicht so an einen Knorpel wie das Chordagewebe. Zu der Zeit, als wir unsere älteren Chordaarbeiten (1897 b, 1897 c) geschrieben haben, haben wir uns einen solchen Vergleich, wie wir ihn hier durchführen, nicht erlaubt, so sehr waren wir damals von der Richtigkeit der gewöhnlichen Auffassungsweise, dass die Knorpelgrundsubstanzen den Wert von Ausscheidungen der Knorpelzellen haben, überzeugt. Wir haben damals diese beiden Gewebe sogar als prinzipiell voneinander verschiedene aufgefasst (1897 c, S. 58). Eine Chordazelle samt ihrem Exoplasma haben wir einer Knorpelzelle gleichgestellt. So verhält sich, wie wir jetzt einsehen müssen, die Sache jedenfalls nicht.

Wenn wir die Elemente des Chorda- und Knorpelgewebes auf die von uns angedeutete Weise miteinander identifizieren, so erkennen wir sofort, dass der hauptsächliche Unterschied der sich da verzeichnen lässt, in dem Vorhandensein der Intercellularlücken in dem einen und dem Fehlen von solchen in dem anderen Falle besteht. Die Lücken sind es, die in dem einen Falle die Entstehung der speziellen Exoplasmen der einzelnen Zellen bedingen, da sie in dem anderen Falle fehlen, bleiben hier die intercellularen Verdichtungen des Protoplasmas, das Exoplasma einheitlich; in dem ersten sowie in dem zweiten kann das Exoplasma und zwar im ganzen auf dieselbe Weise zunehmen. In der That kann man nicht anders als das Knorpelgewebe für ein Gewebe mit einheitlichem Exoplasma, also für eine Art von Syncytium halten, wie das übrigens schon deutlich genug von Hansen (1899) ausgesprochen wurde. In dem anderen der beiden Gewebe, dem Chordagewebe, behalten die

„Gesamtzellen" vollkommen und lebenslang ihre Individualität. Auch in dem ersteren Falle, obzwar da die „Gesamtzellen" miteinander verschmolzen sind, lassen sich hie und da ihre Grenzen nachweisen. Jedenfalls verhält sich da die Sache in einem jeden Falle anders. Während in einem gewöhnlichen Hyalinknorpel, in dem die Zellen (Endoplasmazellen) weit voneinander liegen, schon jede Spur der Grenzen zwischen den zu einzelnen von ihnen zugehörenden Grundsubstanzterritorien verschwunden ist und solche sich nur durch besondere Färbungen (Mörner) teilweise nachweisen lassen, lassen sie sich z. B. in den Parenchymknorpeln der Cyklostomen leicht beobachten, wenn auch hier das Gewebe, wie anders nicht möglich, schon verschiedene Modifikationen erfahren hat. Intercellularlücken kommen zwischen den Gesamtzellen des Knorpelgewebes jedenfalls niemals vor. Während sich also auf der einen Seite das Knorpelgewebe wenigstens teilweise in seinem Baue dem Chordagewebe nähern kann[1]), so kann sich, wie wir jetzt darauf aufmerksam machen wollen, in einigen, jedenfalls höchst seltenen Fällen das Chordagewebe so ändern, dass seine Bauweise fast derjenigen eines Knorpels entspricht. Wir meinen da solche Fälle, in denen zwischen den Zellen die für das Chordagewebe charakteristischen Intercellularlücken fehlen, und die Exoplasmaschichten infolgedessen zusammenhängende Intercellularschichten bilden. Das so etwas vorkommen kann, muss uns eigentlich nicht überraschen. Das Chordagewebe besass am Anfange seiner Entwickelung, wie wir das ja schon oben angeführt haben, einheitliche Intercellularschichten, und es ist auch, wenn wir davon absehen, genetisch sowie histologisch ganz nahe mit Epithelgewebe verwandt, in welchem, wie einem jeden bekannt ist, solche Fälle, in denen zwischen den Zellen Intercellularlücken vorkommen und solche, in welchen die Zellen durch feste Inter-

[1]) Im letzten Kapitel (VI) der vorliegenden Arbeit werden wir an die betreffenden Verhältnisse noch einmal und näher eingehen.

cellularscheidewände voneinander getrennt sind, abwechselnd vorkommen können[1]).

Wir wollen in den folgenden Zeilen auf einen Fall aufmerksam machen, in dem die Lücken zwischen den Chordazellen vermisst werden. Es handelt sich da um das Chordagewebe des in der vorliegenden Arbeit mehrmals schon genannten Montée von Aale und zwar haben wir die Verhältnisse, die wir hier beschreiben wollen, bei einem der von uns untersuchten Exemplare in der kaudalen Partie der Chorda, nicht weit vom eigentlichen Schwanzende beobachtet. Das normale Aussehen des Chordagewebes dieser Tiere wurde von uns schon an verschiedenen Stellen dieser Arbeit und eigentlich schon in unserer älteren Chordaarbeit (1897 c) genügend geschildert, wir verweisen daher nur an die Textfigur 6 (S. 443) der vorliegenden Arbeit. In jener Partie der Chorda, die wir eben bezeichnet haben, hat nun das Chordagewebe im allgemeinen das normale Aussehen, nur fehlen hier zwischen den Zellen die Intercellularlücken, so dass die Exoplasmen miteinander verschmolzen sind. Nur stellenweise, zwischen den mittleren Zellen, kommen da Lücken vor (vergl. Taf. XXXIX/XL, Fig. 21). Das Präparat, an dem wir die Sache zu untersuchen die Gelegenheit gehabt haben, war mit Sublimat ganz gut konserviert, an allen anderen Stellen desselben, wo die Lücken wirklich waren, liessen sich dieselben ohne weiteres deutlich erkennen, und so ist die Erklärung nicht zulässig, dass hier die Lücken bei der Konservation, vielleicht durch Schwellung der Zellen verschwunden wären[2]).

1) In Epithelien des Verdauungskanals kommen z. B. überall zwischen den einzelnen Zellen Intercellularlücken vor, nur die Zellen des Dünndarmepithels sind bekanntlich in ihrer oberen Hälfte durch feste Scheidewände gegeneinander abgegrenzt. Es liesse sich übrigens eine grössere Reihe von ähnlichen Beispielen aussuchen. (Vergl. unsere Abh. 1898 b, S. 17.)

2) Wer eigene Erfahrungen in der Histologie der Epithelien hat, dem wird es bekannt sein, dass die Intercellularlücken auch bei ziemlich schlechter Konservation eines sonst frischen Gewebes nicht so leicht schwinden. Durch

Das Fehlen der Intercellularlücken wird durch einige sehr interessante Erscheinungen begleitet. Die Exoplasmen sind da nicht, wie man sich denken könnte, ohne weiteres miteinander verschmolzen. Man findet, dass da, wo sie sich verbinden, eine besondere intensiver färbbare Schichte, die wirklich die Bezeichnung „intercellular" verdient, und die etwa das Aussehen einer die Zellen untereinander verbindenden Kittsubstanz hat, eingelagert wird. Die Exoplasmen sind in diesem Falle sonst vollkommen gut entwickelt. Wie man sich davon besonders in der Mitte des Gewebes, wo doch stellenweise Intercellularlücken vorhanden sind, überzeugen kann, hat jene intercellulare Schichte die Bedeutung einer intercellularen Verdichtung der sonst einheitlichen Exoplasmen. Solchen Verdichtungsschichten begegnen wir, wie das oben an einer Stelle schon gesagt wurde, sehr oft auf der Oberfläche des Exoplasmas gewöhnlicher Zellen; da hier die Exoplasmen verschmolzen sind, müssen diese Schichten einheitlich sein.

Ob die Zustände, denen man in diesem Falle im Chordagewebe begegnet, primär sind oder sekundär[1]), lässt sich nach dem einzigen uns bekannten Falle[2]) nicht entscheiden. Man kann jedenfalls nicht bezweifeln, dass die Kenntnis dieser Sache für uns von grosser Wichtigkeit wäre, aber auch so ist die ganze Sache an sich schon interessant genug.

Da hier die Intercellarlücken fehlen, haben wir ein Gewebe

eine geringe Schrumpfung der Zellen, wie sie oft nach dem gerade von uns in dem oben besprochenen Falle benützten Sublimat bemerkbar ist, werden die Lücken eher noch deutlicher.

[1]) Im ersteren Falle könnte man in der intercellularen einheitlichen Schichte die hier im ursprünglichen Zustande erhaltene Substanz der primären einfachen Scheidewände, wie solche im embryonalen Chordagewebe vorkommen, erblicken. Das übrige Exoplasma würde man sich dann als durch Apposition zugewachsen erklären können.

[2]) Und dazu nach einem abnormalen Falle, denn de norma sieht man im beim Montée überall die Intercellularlücken im Chordagewebe.

vor uns, das morphologisch vollkommen an einen Hyalinknorpel erinnert.

Die miteinander verschmolzenen Exoplasmen erinnern an die einheitliche Grundsubstanz eines Knorpels und die einzelnen Schichten derselben an die Knorpelkapselbildungen. Jedenfalls bezieht sich die Ähnlichkeit nur auf das allgemeine Aussehen beider Gewebe. Wenn wir auf die feinere Struktur und hauptsächlich das Mikrochemische Rücksicht nehmen würden, so müssten wir einsehen, dass die Unterschiede zwischen beiden Geweben trotzdem ziemlich gross sind. Das Exoplasma des Chordagewebes müssen wir, wie das oben schon gesagt wurde, für ein einfach verdichtetes Protoplasma halten, dagegen hat die Knorpelgrundsubstanz, wie das besonders die Untersuchungen Hansens gezeigt haben, eine komplizierte Zusammensetzung. Es lässt sich zwar nicht bezweifeln, dass die eigentliche Grundlage der Knorpelgrundsubstanz ebenfalls das Protoplasma resp. das Exoplasma bildet, doch in diesem haben sich während der Chondrogenese zahlreiche äusserst dicht liegende kollagene Fibrillen differenziert und diese sind durch die ausgeschiedene Knorpelsubstanzen, das Chondromukoid und die Chondroitinschwefelsäure durchtränkt, und dadurch unsichtbar geworden. Das homogene Aussehen der Knorpelgrundsubstanz ist daher nur scheinbar, und ihre Homogenität lässt sich mit derjenigen des Exoplasmas, wie wir sie an Chordazellen beobachten können, nicht direkt vergleichen.

Wenn man alles das, was wir gerade betreffend der Unterschiede beider Gewebe angeführt haben, bedenkt, muss man einsehen, wie es eigentlich trotz aller der morphologischen Ähnlichkeit schwer wäre, dass sich das eine Gewebe in das andere, in unserem Falle also das Chordagewebe in einen Hyalinknorpel umwandle. Von eben diesem Standpunkte aus müssen wir auch die zahlreichen in der Litteratur verzeichneten Angaben von dem Vorkommen eines sog. „Chordaknorpels“ betrachten.

In unserer älteren Chordaarbeit haben wir (1897 c), alle die Angaben, die das Vorkommen eines Knorpels im Inneren der Chorda betreffen, zusammengestellt und haben darauf aufmerksam gemacht, dass es sich bei einer grossen Reihe dieser Angaben, allen z. B., die sich auf die Chorda der Teleostier beziehen, eigentlich nicht um einen Knorpel, sondern um ein „epidermoides" Chordagewebe gehandelt hat; in vielen anderen Fällen handelte es sich zwar um ein wirkliches Knorpelgewebe, aber da sind wieder die dasselbe bildenden Knorpelzellen von aussen durch die Chordascheiden hindurch in das Innere der Chorda gelangt und haben auf diese Weise mit den Chordagewebszellen nichts zu tun. Es bleibt auf diese Weise nur eine geringe Anzahl von Fällen, in denen es sich wirklich um einen im Inneren der Chorda entstandenen Hyalinknorpel handelt. Wie dafür alle Umstände sprechen, entsteht ein solcher Knorpel nicht aus dem eigentlichen Chordagewebe, sondern aus dem sog. Chordaepithel. Man kann sich überhaupt nicht vorstellen, das sich eine vakuolisierte Chordazelle in eine Knorpelzelle umwandeln könnte, auch betreff der den Knorpelzellen doch so nahe stehenden epidermoiden Zellen ist, wie wir gerade gezeigt haben, eine solche Annahme sehr wenig wahrscheinlich, denn die Vorgänge, die man da voraussetzen müsste, wären zu kompliziert. Mit dem Entstehen der Knorpelzellen aus Chordaepithelzellen ist das etwas anderes, es sind das indifferente Zellen, die sich leicht in dieser oder jener Richtung, je nachdem das gerade nötig ist, differenzieren können. In derselben Arbeit haben wir, um unsere Ansichten zu stützen, einen bestimmten Fall angeführt, in dem sich die Entstehung des Knorpelgewebes aus Chordaepithel direkt beobachten lässt. Es handelte sich in diesem um die Entstehung eines Chordaknorpels im Innern der Chorda von Salamandra maculata. Die feineren Verhältnisse dieses Prozesses bleiben uns auch da bisher unbekannt, und es wird das eben eine Aufgabe für spätere Untersuchungen sein, dieselben zu

eruieren. Für das nähere Verständnis der gegenseitigen Beziehungen der beiden Gewebsarten, um die es sich da handelt, wird eine nähere Kenntnis dieser Verhältnisse von hoher Wichtigkeit sein.

Anhang.

Die Faserungen im Exoplasma der Chordazellen.

Wir haben schon in unserer älteren Chordaarbeit darauf aufmerksam gemacht, dass im Exoplasma der epidermoiden Chordazellen hie und da besondere Fasern vorkommen, die nicht zu der eigentlichen Struktur desselben gehören, sondern sich aus seiner Substanz erst sekundär herausdifferenziert haben. Bei unseren weiteren Untersuchungen stiessen wir sehr oft auf solche Strukturen[1]) und da sie uns besonders wichtig zu sein scheinen, so widmen wir ihnen jetzt noch einige weitere Worte.

Durch Untersuchungen verschiedener Forscher, hauptsächlich Ranvier (1882), Renaut (1885) und Kromayer (1892) sind aus den Epidermiszellen des Menschen und der Säugetiere eigentümliche feine Faserungen bekannt geworden, deren eigentlicher Sitz das Exoplasma der betreffenden Zellen ist. Solche können, wie das Renaut zuerst beobachtet hat, auch von der einen Zelle zur anderen und manchmal noch zu weiteren Zellen durch die Intercellularbrücken verlaufen und auf diese Weise die Zellen untereinander verbinden (vergl. unsere Textfigur 7). Infolge dieser ihrer Eigenschaft hat ihnen Renaut den Namen „Fibres unitives" gegeben, und wirklich scheint es, dass diesen Fasern keine andere Aufgabe zukommt als durch innigere Verbindung der Zellen zur Festigung des Gewebes beizutragen. Kromayer (1892), der in der darauffolgenden Zeit diese Fasern zum Objekt weiterer Untersuchungen gemacht hat, und dem es gelungen ist sie durch Färbung deutlicher zu machen, hat sie mit

[1]) Wir machten von ihnen bereits oben auf S. 433 eine kurze Erwähnung.

dem etwas wenig bezeichnenden Namen „Protoplasmafasern" benannt. Ebensolche Fasern kommen nun auch im Chordagewebe vor. Es sind das lichtbrechende, im Exoplasma der „epidermoiden" Chordazellen vorkommende Fasern, die sich bei der Färbung durch Säurefuchsin z. B. gut nachweisen lassen. Sie laufen entweder in verschiedenen Richtungen, in der Regel jedoch miteinander parallel und zwar verlaufen sie in den in der Nähe des Chordastranges gelegenen Zellen mit der Längsrichtung der Chorda parallel, in den sogenannten „Chordaplatten" (wie solche in der Arbeit von Ebner aus dem Jahre 1896, in unserer älteren Arbeit vom Jahre 1897 c) beschrieben sind dagegen quer zu der Richtung der Chorda. In einigen Fällen, in denen das Exoplasma vom Endoplasma nicht scharf abgegrenzt ist, kommen einzelne dieser Fasern auch im Endoplasma vor und sie können da sogar bis in die Nähe des Kerns gelangen (vergl. Taf. XLI/XLII, Fig. 33). Dass diese Fasern, wie diejenigen der Epithelien durch die Intercellularbrücken von einer Zelle zur anderen übergehen können, lässt sich oft mehr ahnen als direkt beobachten. Die Menge, in der sie vorkommen, ist verschieden. Manchmal kommen sie so reichlich vor, dass die Oberfläche der Zellen wie fein zerfasert erscheint. So zum Beispiel bei Esox, wie wir das schon seinerzeit beschrieben haben (vergl. unsere Arbeit 1897 c Taf. I, Fig. 14, Taf. II, Fig. 10), oder bei Belone, wie das die Fig. 18, Taf. XXXIX/XL der vorliegenden Arbeit zeigt. In den gerade angeführten Fällen kommen die betreffenden Fasern im Exoplasma der Zellen in einer so grossen Menge vor, dass das ganze Gewebe bei einer schwachen Vergrösserung, bei der man die Intercellularbrücken nicht sieht, vollkommen das Aussehen eines grosszelligen fibrillären Bindegewebes hat. Wir weisen da hauptsächlich auf die in unserer älteren Chordaarbeit enthaltene Abbildung Taf. II, Fig. 9 (l. c.), die diese Verhältnisse gut darstellt. Wir sind jetzt, nachdem wir diese Fasern in einer Anzahl verschiedener Fälle von neuem

untersucht haben, zu der Ansicht gekommen, dass dieser Vergleich der Protoplasmafaserungen mit den Bindegewebsfasern nicht ohne jede Berechtigung ist. Die Protoplasmafasern stellen uns wirklich ein Analogon der Fibrillen des Bindegewebes dar; die Ursachen ihres Erscheinens sind vollkommen dieselben wie die der Bindegewebsfibrillen und auch eine ganze Reihe morphologischer Eigenschaften ist ihnen gemeinschaftlich. Dass die Protoplasmafaserungen auch den Neurogliafasern entsprechen, wie darauf unlängst Joseph (1902) aufmerksam machte, ist schon nicht so auffallend, die Neurogliazellen sind doch auch epithelialen Ursprungs und es lassen sich alle Übergänge von ihnen bis zu den noch in epithelialer Anordnung liegenden Zellen, den Ependymzellen nachweisen.

Es kann heute als sicher angenommen werden, dass jede dieser verschiedenen Faserarten im Protoplasma entsteht. Diejenigen des Epithel- und Chordagewebes liegen, wie man das direkt sehen kann, zeitlebens im Protoplasma. Dasselbe gilt zum Teil wenigstens von jenen der Ependymzellen, während die „Neurogliafasern", wie das durch die Untersuchungen von Ranvier und Weigert festgestellt worden ist, nur in der unmittelbaren Nähe der betreffenden Zellen in das Protoplasma eingebettet sind und sonst ganz frei verlaufen. Ehemals sind sie ebenso wie die ersteren auch in ihrem ganzen Verlaufe im Protoplasma gelegen. Etwas schwieriger sind die Verhältnisse des Bindegewebes zu verstehen. Wie das neuestens von einer Reihe Autoren gezeigt wurde, entstehen die kollagenen Fasern des Bindegewebes im Protoplasma der Zellen, und erst im entwickelten Bindegewebe liegen sie scheinbar ausserhalb der Zellen. Wenn man die Verhältnisse im fibrillären Bindegewebe mit denen im Knorpel vergleicht, so kann man wirklich nicht anders als dieses Gewebe auch in die Reihe der Gewebe mit gemeinschaftlichem Exoplasma einreihen, es ist das in einem gewissen Sinne auch ein Syncytium. Der die Fibrillen des fibrillären Bindegewebes untereinander verbin-

denden Kittsubstanz kann wirklich nichts anderes als das stark veränderte („verschleimte") Protoplasma, eine Art von Exoplasma zu grunde liegen[1]). Am Knorpelgewebe, das, wie neuestens Hansen nachgewiesen hat, dem fibrillären Bindegewebe ungemein nahe steht, lässt sich diese Sache, wie wir das oben gesehen haben, ziemlich leicht beweisen.

Das, was in jedem der gerade genannten Fälle verschieden ist, ist das mikrochemische Verhalten der Fasern, und wie man daraus schliessen muss, die chemische Konstitution derselben. Auf diesen Umstand darf man jedoch nicht besonderes Gewicht legen, auch im Bindegewebe kommen die Fibrillen in zwei Arten als kollagene und als elastische Fasern vor. Es genügt uns derzeit vollkommen, wenn es uns nachzuweisen gelingt, dass es sich da um morphologisch und physiologisch gleichwertige Bildungen handelt.

Zuerst wurde der Versuch einer Gleichstellung der Protoplasmafaserungen und der Faserungen der Bindesubstanzen von Kromayer (1885) gemacht, doch es fehlten damals noch bestimmtere Beweise dafür. Später wurden ähnliche Ansichten mehrmals ausgesprochen, so z. B. auch von Joseph (1902). In einer unlängst dem Drucke übergebenen kleinen Mitteilung[2]) sind wir selbst auch auf diese Frage eingegangen und zwar haben wir uns, damit wir die Analogie der Faserungen näher nachweisen können, die zu diesem Zwecke sehr günstigen Epithelien mit sternförmigen Zellen gewählt. Ihre Zellen haben vollkommen die Form von sich bildenden Bindegewebszellen, und die in ihnen enthaltenen Faserungen erinnern ganz an Züge von Bindegewebsfasern. Wir machen weiter auf die eigentümlichen Verhältnisse einiger

[1]) Wir hoffen, an einer anderen Stelle schon die Gelegenheit finden zu können, diese Ansichten näher zu gerechtfertigen.

[2]) „Die Analogien der Protoplasmafaserungen der Epithel- und Chordazellen mit Bindegewebefasern." Sitzb. d. Kg. Ges. d. Wiss. in Prag, Math.-Naturw, Cl., 1902.

Partien des Epithelgewebes aus der Oberfläche der embryonalen Flossenstachel von Spinax aufmerksam. An bestimmten Stellen fehlen da die Intercellularlücken, und die reich und fein zerfaserten, miteinander verschmolzenen Exoplasmen bilden da einheitliche Schichten. Das Gewebe sieht einem fibrillären Bindegewebe vollkommen ähnlich aus.

Wir haben in unseren Abbildungen Textfigur 7—10 die wichtigsten Formen der Faserungen dargestellt. Neben einer schematischen Darstellung des Verlaufes der Faserungen in gewöhnlichen Epidermiszellen (Fig. 7) geben wir eine solche aus einem von sternförmigen Zellen gebauten Epithelgewebe (Fig. 8); mit diesen Bildern vergleichen wir nun das in Bildung begriffene Bindegewebe (9) und eine Partie eines entwickelten fibrillären Bindegewebes (10).

Es lassen sich da noch weitere Erwägungen über die verschiedenen Fibrillenarten anknüpfen. Die Protoplasmafaserungen gehen bekanntlich von der einen Zelle zur anderen über und lassen sich, wie das schon den Entdeckern derselben aufgefallen ist, auch noch in weitere Zellen verfolgen; sie vereinigen auf diese Weise eine ganze Reihe der Zellen untereinander (vergl. unsere Textfigur 7)[1]. Nun ist es klar, dass die Fasern nicht aus der einen Zelle in die andere einwachsen, sondern dass jede Zelle eben nur diejenige Partie einer Faser bildet, die ihr zukommt; trotzdem präsentierten sie sich uns als (von der ev. Unterbrechung durch die „Zwischenkörperchen abgesehen!) vollkommen einheitliche Gebilde. Dasselbe gilt jedenfalls auch von den Faserungen der Chordazellen. Nun haben wir schon oben (S. 394) darauf aufmerksam gemacht, dass die kollagenen und die elastischen Fasern, an welchen letzteren dies besonders leicht nachweisbar ist, obzwar sie ebenfalls einer ganzen Reihe von Zellen ihre Entstehung verdanken trotzdem ganz einheitlich sind. Man kann nicht im ge-

[1]) Wie lang sie eigentlich sein können, lässt sich, da man sie nicht isolieren kann und da ihr Verlauf im Gewebe nicht gerade ist, nicht bestimmen.

ringsten zweifeln, dass dieses Verhalten, das sich im Vorknorpel besser als irgend anderswo beobachten lässt, für die Bindege-

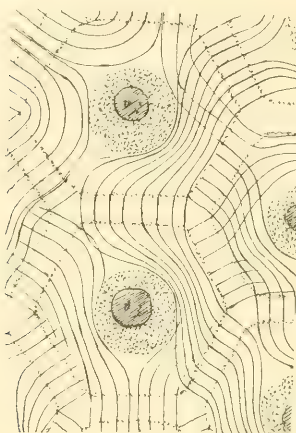


Fig. 7.



Fig. 8.



Fig 9.

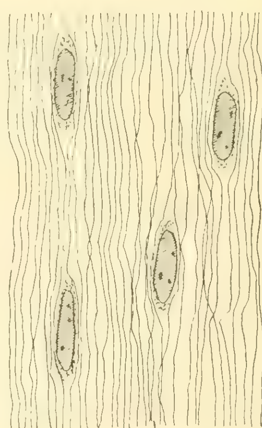


Fig. 10.

Figuren 7—10.

Schematische Darstellung des gegenseitigen Verhaltens der fibrillären Bildungen in verschiedenen Geweben. Fig. 7. Die „Protoplasmafaserungen" (Fibres unitives) der Epidermiszellen. Fig. 8. Eine Partie eines durch Auflockerung des Zellverbandes modifizierten Epithelgewebes mit denselben Faserungen. Fig. 9. Ein in Bildung begriffenes fibrilläres Bindegewebe. Fig. 10. Ein entwickeltes fibrilläres Bindegewebe.

webs- und Protoplasmafasern überhaupt eine Regel ist. In diesen Fasern haben wir da wirklich bestimmte, jedenfalls sekundäre, doch morphologisch vollkommen selbständige Elementarteile vor uns. Mit dem von Heidenhain (1900, S. 546) angewendeten Namen können wir diese ohne Rücksicht auf den cellularen Aufbau der Gewebe sich entwickelnden Fibrillen wegen der Aufgabe, die ihnen im Leben der Gewebe zukommt, als „Tonofibrillen" bezeichnen. Sie kommen überall dort vor, wo eine Spannung im Gewebe entsteht, und wo es sich darum handelt, die Zugfestigkeit des Gewebes zu vermehren. Sie erscheinen entweder als einfache Protoplasmafaserungen oder als vom Plasma differente kollagene resp. elastische Fasern. Die plasmatischen Tonofibrillen lassen sich als vollkommen ebenbürtig den anderen fibrillären Differentiationen des Protoplasmas zur Seite stellen [1]. Während die Tonofibrillen in der Regel Differentiationen unseres Exoplasmas sind [2], sind die Myofibrillen sowie die Neurofibrillen reine Produkte des eigentlichen Protoplasmas. Was die Myofibrillen betrifft, so wurde gerade in der letzten Zeit darauf aufmerksam gemacht, dass sie von der einen Zelle in die andere vollkommen ohne Unterbrechung übergehen und so eigentliche Gewebeselemente vorstellen können. Die Sache wurde bisher jedenfalls nur für die Herzmuskeln nachgewiesen [3], doch es ist nicht ausgeschlossen, dass sich die Myofibrillen auch anderswo auf dieselbe Weise verhalten werden. Die Neurofibrillen hat in der neueren Zeit

[1]) Die Nomenklatur dieser fibrillären Differentiationen versuchte neuestens Heidenhain (1900) zu regeln. Er wendet den Namen Tonofibrillen nur für die faserförmigen Differentiationen des eigentlichen Protoplasmas, doch es wäre schade, den gut gewählten Namen nur in einem so beschränkten Sinne anzuwenden. (Nur die elastischen Fasern würden da oft wegen ihrer Dicke Schwierigkeiten verursachen!)

[2]) Obzwar sie stellenweise auch im Endoplasma vorkommen können.

[3]) Vergleiche die Arbeiten von Ebner: „Über die Kittlinien der Herzmuskelfasern", Sitzb. d. Akad. Wien 1900, Hoyer: „Über die Kontinuität der kontraktilen Fibrillen in den Herzmuskelzellen", Akad. d. Wiss. in Krakau, 1901 und die neueste Abhandlung von Marceau: Recherches sur l'Histologie des Fibres de Purkinje." Bibliographie anatomique. T. X. 1902.

mit der Hilfe seiner ausgezeichneten Methoden Apathy[1]) untersucht, und es ist allgemein bekannt, wie es ihm nachzuweisen gelungen ist, dass im Nervensystem alle Elemente durch ein allgemeines Fibrillensystem untereinander verbunden sind. Auch hier verlaufen die Fibrillen ohne Unterbrechung aus der einen Zelle in die andere. Apathy ist zwar der Meinung, dass es gewisse Zellen giebt, die die Bildung der Fibrillen ausschliesslich zur Aufgabe haben, und dass diese von hier aus in andere Zellen einwachsen; wenn wir die Zustände in anderen Geweben berücksichtigen, so müssen wir voraussetzen, dass das Nervensystem in dieser Beziehung keine Ausnahme machen wird, und dass das von Apathy angenommene Einwachsen von Fibrillen wahrscheinlich nur auf bestimmte Fälle beschränkt werden muss.

Wenn wir alle die von uns da angeführten Fälle noch einmal übersehen, so müssen wir annehmen, dass es in einer Reihe von entwickelten Geweben eigentlich zweierlei Elemente giebt; neben dem Protoplasma, das sich in Exo- und Endoplasma differenziert, die Zellen und die Grundlage der Zellmembranen und Intercellularsubstanzen baut, kommen da noch die Fibrillen vor, die sekundär im Protoplasma entstanden sind sich aber mit einer grossen Unabhängigkeit von der Anordnung der Zellen auszeichnen.

V. Intercellularverbindungen und Intercellularlücken.

Das was in den vorangehenden Kapiteln betreffend der Intercellularstrukturen[2]) gesagt wurde, wollen wir in diesem

[1]) Apathy: „Das leitende Element des Nervensystems etc.“ Mitteilungen d. zool. St. in Neapel 1897.

[2]) Mit diesem Gesamtnamen wollen wir nach dem Vorgange von Pfitzner (1880) beide im Titel dieses Kapitels genannten Bildungen bezeichnen. Der Namen „Intercellularverbindungen“ ist eine allgemeine Bezeichnung für alle Arten von solchen, während man von Intercellularbrücken nur da reden darf, wo sich zwischen den Zellen bestimmte Intercellularlücken befinden.

noch einmal rekapitulieren und in einigen Beziehungen vervollständigen.

Wir haben schon oben im ersten Kapitel dieser Arbeit darauf aufmerksam gemacht, dass man nicht alle die Intercellularverbindungen, denen man in den einzelnen Geweben des Tierkörpers begegnen kann, so ohne weiteres voneinander ableiten darf. Vor allem lassen sich die Intercellularverbindungen der entwickelten Gewebe nicht immer von denen ableiten, die sich zwischen den Blastomeren und zwischen den Zellen der ersten Entwickelungsstadien unterscheiden lassen. Es kommt da zwischen dem primären Zustande und den darauf folgenden Entwickelungsstadien ein Übergangsstadium vor, in dem die Zellen mittelst einheitlicher Scheidewände voneinander abgetrennt sind, und wenn da später wieder Intercellularlücken und Brücken erscheinen, so sind diese schon als sekundär zu bezeichnen. Man muss, wie wir sehen, primäre Intercellularverbindungen und sekundäre voneinander unterscheiden. Ob trotzdem in einigen Geweben die Intercellularverbindungen zeitlebens dieselben sind, ob sich hie und da die primären doch lebenslang erhalten, wurde bisher in keinem Falle genau festgestellt; am ehesten wäre dies in den Epithelien der Körperoberfläche möglich [1]).

Auch bei den Zellteilungen treten, wie wir das oben zeigten, zuerst intercellulare Verdichtungen auf, denen erst die Lücken folgen.

Ebenso, wie die Intercellularverbindungen, denen man in Geweben des entwickelten Tierkörpers begegnen kann, in der Regel sekundär sind, sind, wie das neuestens durch die Untersuchungen Strassburgers (1901) nachgewiesen worden ist,

[1]) Man findet wenigstens sehr oft, dass sie in der Embryonalzeit aus sternförmigen Zellen zusammengesetzt sind. Vielleicht treten hier die Scheidewände nur in einer sehr späten Zeit auf.

auch diejenigen des Pflanzenkörpers sekundärer und nicht, wie man früher meinte, primärer Natur. Auch hier waren die Zellen früher mittelst lückenloser Zellmembranen voneinander vollständig abgetrennt[1]).

Die primären Intercellularverbindungen, diejenigen der ersten Entwickelungsstadien des Tierkörpers sind rein protoplasmatisch[2]) sie verbinden untereinander die ebenfalls rein protoplasmatischen Körper der einzelnen Zellen, die sonst voneinander mittelst enger Intercellularlücken getrennt sind. Auf diese Weise etwa wird die Sache von Hammar (1897), dem Entdecker dieser Strukturen geschildert. Diese primären Verbindungen erhalten sich nicht lange. Wenn es auch Klaatsch (1898) gelungen ist, sie noch im Gastrulastadium des Amphioxus nachzuweisen, und wenn sie sich vielleicht hie und da noch länger erhalten, was sich jedenfalls wegen ihrer geringen Grösse sehr schwer nachweisen lässt, verlieren sie sich ganz sicher, sobald sich der Embryo nur etwas differenziert hat. Wir finden an den Präparaten junger Entwickelungsstadien, dass die Zellen der Keimblätter, die oben erwähnten Fälle und ihnen ähnliche ausgenommen, jetzt durch scharfe Linien gegeneinander abgegrenzt sind, woraus man schliessen muss, dass da zwischen ihnen an der Stelle der verschwindenden Verbindungen festere Scheidewände entstanden sind[3]).

1) Die Intercellularverbindungen der Pflanzen müssen, da hier immer zwischen die Zellen die Zellmembranen eingelagert sind, diese durchdringen. Im Unterschied dazu gehen diejenigen der Tiere in jenen Fällen, wo die Zellen wirkliche Zellwände besitzen, immer von der äusseren Oberfläche dieser aus und überbrücken dabei die Intercellularlücken, die bei den Pflanzen kein wirkliches Analogon haben.

2) Das ist, sie sind nicht exoplasmatisch.

3) Die Verbindungen und die sie bedingenden Lücken verschwinden eben nur infolge der engen Aneinanderlagerung der einzelnen Zellen. Es braucht vielleicht nicht besonders erwähnt zu werden, dass wir dabei von solchen bei Evertebraten besonders nicht seltenen Fällen vollkommen absehen, in denen die sich bildenden Keimblätter oder die jungen Gewebe durch zusammenhängende Protoplasmamassen, durch Syncytien, gebildet werden. Solche Zustände kommen immer nur in Ausnahmsfällen vor.

Alle Umstände sprechen dafür, dass diese Scheidewände einfach sind, und dass sie auf keine andere Weise, als durch Verdichtung des Protoplasmas an den Zellgrenzen zu stande kommen. Bereits oben haben wir bei der Besprechung des Knorpelgewebes und des Chordagewebes diese Scheidewände als protoplasmatische Grenzschichten, als Exoplasmen, bezeichnet.

Nur selten bleiben die oben von uns erwähnten intercellularen Scheidewände lebenslang erhalten, meistens ändern sich die Verhältnisse im Gewebe weiter. So können wir z. B. schon in einer sehr frühen embryonalen Zeit den Prozess der Mesenchymbildung beobachten. Es werden an gewissen Stellen der Keimblätter einzelne Zellen, die sich ehemals ebenso wie die übrigen im epithelialen Verbande befanden, von den übrigen isoliert und wandern als freie Mesenchymzellen, amöboidisch sich bewegend, in die Lücken zwischen die Keimblätter hinein, wo sie sich untereinander mittelst sekundärer Intercellularverbindungen netzartig verbindend ein Gewebe, das Mesenchymgewebe, bilden; in einigen Fällen kann sich dieser Prozess auch so vollziehen, dass der Zusammenhang zwischen den Zellen nicht unterbrochen werden braucht und das früher dicht gebaute Gewebe sich nur einfach auflockert. Dies eben haben wir oben bei dem Besprechen des Mesenchyms der Extremitätenanlage des Lophius gesehen[1]).

Schon die Intercellularverbindungen des Mesenchymgewebes sind, wie das aus dem gerade Angeführten als selbstverständlich hervorgeht, sekundärer Art, obzwar sie sonst, da sie die Bedeutung von direkten plasmatischen Verbindungen der ebenfalls rein plasmatischen Mesenchymzellen haben, den primären

[1]) Wir sind uns vollkommen dessen bewusst, dass wir die Verhältnis hier vielleicht allzu schematisch schildern; auch dann wenn sich unsere Auffassung nicht in allen Einzelheiten bewähren sollte, ist es nicht überflüssige sie da zu veröffentlichen. Wenn nichts anderes wird es wenigstens dadurch darauf aufmerksam gemacht, was da noch zu thun ist.

Verbindungen vollkommen gleichen. In den verschiedensten Stützsubstanzarten, die sich in der folgenden Zeit aus Mesenchym differenzieren, bleiben diese Verbindungen lebenslang erhalten; man kann sich davon am besten am Schleimgewebe, dem Cephalopodenknorpel und der Cornea überzeugen[1]). In anderen Geweben der Stützsubstanzreihe gehen sie wieder, diesmal schon das zweite Mal zu Grunde, und werden durch einheitliche intercellulare Scheidewände später auch durch grössere Grundsubstanzmassen ersetzt. Die Gewebe, die wir da im Sinne haben, sind das Vorknorpelgewebe und der Knorpel, über welche wir in dieser Beziehung im ersten und zweiten Kapitel der vorliegenden Arbeit nähere Nachrichten gegeben haben. Über eine Reihe anderer Gewebe, die ebenfalls aus Mesenchym sich entwickeln, so über die glatten Muskeln, können wir keine bestimmten Angaben geben. In diesen z. B. scheint es, dass da die zwischen den Muskelzellen vorkommenden kleinen Bindegewebszellen die Verbindung der Muskelzellen untereinander versorgen. Weitere Untersuchungen werden uns vielleicht einmal über solche heute noch nicht definitiv gelöste Fragen nähere Auskünfte geben.

Wenn wir vom Mesenchym und den Stützsubstanzen absehen, so sehen wir in den Epithelien und deren Derivaten, das Nervensystem in dem schwer verständliche und in unser Schema nicht leicht einzureihende Verhältnisse vorkommen und vielleicht noch, das Muskelgewebe ausgenommen, dass die nach dem Verluste der primären Intercellularverbindungen entstandenen intercellularen Scheidewände entweder wieder schwinden, das sahen wir an den nackten Chordazellen, (vergl. S. 410 dieser Arbeit) und es geschieht dies jedenfalls in zahlreichen Fällen auch in

[1]) Streng genommen ist es eigentlich das Mesenchym- und Schleimgewebe allein, in dem die Intercellularverbindungen in vollkommen reiner Form auftreten, in allen anderen Fällen haben die Zellen an ihrer Peripherie fibrillär differenzierte Exoplasmaschichten gebildet, in welche die endoplasmatischen Verbindungen jetzt eingebettet sind.

dem eigentlichen Epithelgewebe, oder sich lebenslang erhalten. In diesem letzteren Falle bleiben sie entweder in ihrer ursprünglichen Form als Scheidewände erhalten, so in vielen Epithelien, den Drüsen u. s. w., oder sie spalten sich infolge des Auftretens der Intercellularlücken in zwei Spezialmembranen, deren jede je einer der aneinander grenzenden Zellen als ihrer Zellmembran zugeteilt wird. Die Zahl der ersteren Fälle, in denen wir die Zellen lebenslang mittelst Scheidewände voneinander abgetrennt sehen, wird mit dem Fortschritte unserer Kenntnisse immer kleiner und kleiner. Immer werden in neuen Fällen die Intercellularlücken und als deren natürliche Folge die Intercellularbrücken gefunden. Nur von wenigen Fällen kann man als vollkommen sicher annehmen, dass da die Scheidewände wirklich sich erhalten. Zu den direkten Derivaten der Epithelien gehört auch das Chordagewebe. Gerade aus diesem haben wir oben den Prozess der Scheidewändespaltung genauer beschrieben.

Was den Prozess der Spaltung der Scheidewände betrifft, so haben wir oben gezeigt, dass die Intercellularlücken zuerst als eine intercellulare Vakuolenschichte erscheinen. Dasselbe ist durch die Untersuchungen von F. E. Schulze schon früher für das Epithelgewebe nachgewiesen worden. Ob wirklich auch irgendwo die Intercellularlücken auf einmal zwischen den ganzen Flächen der Zellen auftreten können ist nicht nachgewiesen; wahrscheinlich kommt so etwas nicht vor.

Als eine notwendige Folge des Erscheinens der Intercellularlücken ist das der Intercellularbrücken zu betrachten. Schon da, wo zwischen den Zellen die in einer Schichte liegenden Vakuolen erscheinen, haben wir in den zwischen ihnen sich erhaltenden, meistens lamellenartigen Substanzpartien eine Art von Intercellularbrücken vor uns. Bei dem fortschreitenden Vergrössern der Vakuolen werden die Lamellen zwischen ihnen immer dünner und dünner und sie zerreissen am Ende, wie das Schulze an Amphibienepidermis zeigte und wie es uns im Chordagewebe der

Teleostier zu finden gelungen ist, in einzelne Stränge, in fadenförmige wirkliche Intercellularbrücken. Die Zellen bekommen dadurch das Aussehen von Stachelzellen (Max Schultze, 1864).

Die Stachelzellen, die in einer grossen Anzahl der Epithelien, hauptsächlich denen der Körperoberfläche verbreitet sind, stellen uns noch nicht die letzte Form in der Epithelzellen überhaupt erscheinen können. Sie kommen nur dort vor, wo zwischen den Zellen enge Intercellularlücken vorhanden sind, wie solche eben durch Zusammenfliessen von Vakuolen entstehen können, Sobald die Intercellularlücken durch irgend welche Umstände breiter werden, gelangen die Zellen weiter voneinander und zugleich ändert sich ihre Gestalt. Aus den „Stachelzellen" entwickeln sich „sternförmige Zellen". Der ziemlich enge Verband, in dem die Zellen im Stachelzellengewebe sich befanden, wird „aufgelockert". Unter den Geweben, die hierher gehören, ist da als das am längsten bekannte dasjenige der Schmelzpulpa der Anlage der Dentinzähne zu verzeichnen. Andere hierher gehörende Fälle haben wir seinerzeit (1899) in einer besonderen Abhandlung besprochen; es sind das z. B. die Epithelgewebe aus der Unterlage der Hornzähne von Petromyzon und Myxine. In der allerneuesten Zeit hat einen sehr interessanten Fall Köppen näher beschrieben (1901). Es handelte sich in diesem um das Epithelgewebe aus der Oberfläche der embryonalen Flossenstacheln von Spinax.

Mit der Vergrösserung der Intercellularlücken und dem Entfernen der einzelnen Zellen voneinander sind auch gewisse Veränderungen der Intercellularbrücken verbunden, diese werden natürlich stark in die Länge ausgezogen und sie verschmelzen dabei untereinander zu stärkeren Strängen; dadurch wird eben das Aussehen der „sternförmigen" Zellen bedingt. Eine solche Zelle hat unvergleichbar weniger Fortsätze an ihrer Oberfläche als eine Stachelzelle. Durch ihre Gestalt und ihre allgemeinen

Verhältnisse erinnern solche Zellen ungemein an Mesenchymzellen [1]).

Wenn wir alle die bisher besprochenen Fälle von Intercellularverbindungen verschiedener Gewebe, sekundäre, sowie primäre, noch einmal übersehen, so können wir im allgemeinen beobachten, dass die Intercellularverbindungen eigentlich in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle nur eine natürliche Folge des Vorkommens der Intercellularlücken sind. Auf den ersten Blick erscheint diese unsere Behauptung selbstverständlich zu sein, doch wie wir das unten näher nachweisen werden, ist es gar nicht überflüssig, dass wir auf diesen Umstand einen besonderen Nachdruck legen. Ohne Intercellularlücken kommen keine Intercellularbrücken vor; wo die ersteren fehlen, müssen die Zellen entweder miteinander zu Syncytien verschmelzen, oder, damit dies verhindert werde, werden festere Intercellularscheidewände, resp. ganze Schichten von exoplasmatischer Intercellularsubstanz zwischen die Zellen eingelagert. Es ist nicht ausgeschlossen, dass in gewissen Fällen solche Intercellularsubstanzen auch im Innern der Lücken durch ein Verdichten der Intercellularflüssigkeit oder durch Ausscheidung sich bilden können, doch solche Fälle sind jedenfalls selten, meistens verlangen die betreffenden, auf den ersten Blick sehr leicht auf die erwähnte Weise erklärbar erscheinenden Bilder doch eine ganz andere, wesentlich kompliziertere Erklärung, wie wir das übrigens in einem speziellen Falle, an sich bildendem Knorpelgewebe der Selachier nachgewiesen haben.

Das Auftreten der intercellularen Scheidewände und Substanzen hat auf der ersten Stelle eine gewisse Isolierung der Zellen voneinander zur Aufgabe, auf der anderen Seite dient es

1) Vergleiche auch unsere Abhandlung „Über Stachelzellen und sternförmige Zellen in Epithelien" (1902), in der wir zeigen, dass die Epitheizellen eigentlich auf zweierlei Weise die sternförmige Gestalt annehmen können. Unsere Textfigur 8 stellt solche sternförmige Zellen (von Spinax) dar.

wieder dazu, die Gewebe fester zu machen. Wenn das Gewebe ausschliesslich aus reinem Protoplasma gebaut wäre, so würde es zu weich und solche Interpositionen, wie es eben die Scheidewände oder Intercellularsubstanzen sind, sind von diesem Standpunkte aus angesehen, durchaus notwendig, obzwar man es bei einem genauen Erwägen der Sache zulassen muss, dass, wenn es sich um das letzteres allein handeln sollte, dies auch vollkommen gut auf eine andere Weise und ohne die gleichzeitige Isolierung der Zellen geschehen könnte.

Die intercellularen Scheidewände und Substanzen dienen, wie gesagt wurde, auch zur Isolierung der einzelnen Zellen. Diese Thatsache lässt sich nicht leugnen, denn die Scheidewände haben, von einigen Ausnahmen vielleicht abgesehen, keine Lücken, durch welche das Protoplasma der einen Zelle mit der anderen zusammenhängen könnte. Obzwar alle Umstände dafür zu sprechen scheinen, dass es sich da um vollständige Isolierung der Zellen handelt, so kann diese Isolierung vom physiologischen Standpunkte aus betrachtet doch nicht so vollständig sein. Wie wir wiederholt darauf aufmerksam gemacht haben, ist die eigentliche Grundlage der verschiedenen Scheidewände, Grenzschichten und Grundsubstanzen eigentlich wieder nur das Protoplasma, wenn auch nicht in seinem primitiven Zustande, sondern wesentlich modifiziert als Exoplasma. Am Knorpelgewebe, Epithel- und Chordagewebe lässt sich die Sache, wie wir das oben gezeigt haben, ziemlich deutlich nachweisen. Die feineren Vorgänge, die mit der Bildung der Exoplasmaschicht verbunden sind, lassen sich jedenfalls nicht so leicht bestimmen. Die Grundlage des ganzen Prozesses ist eine Verdichtung des Protoplasmas, wodurch dasselbe ein homogenes Aussehen und festere Konsistenz bekommt. Vielleicht handelt es sich dabei um Einlagerung gewisser Stoffe in dasselbe, doch bestimmtes lässt sich darüber bisher nichts sagen. In einem solchen Protoplasma werden, wie aus den übereinstimmenden Angaben der Autoren hervorgeht,

vorwiegend die fibrillären Bildungen, die kollagenen Fibrillen in erster Reihe differenziert. Es gilt dies in erster Reihe für das eigentliche fibrilläre Bindegewebe, jedoch wie Hansen nachweist, auch für das Knorpelgewebe; in diesem werden die kollagenen Fibrillen durch späteres Bilden besonderer Knorpelsubstanzen maskiert und unsichtbar gemacht.

Aus dem Umstande, dass die Intercellularsubstanzen (die Scheidewände sowie die Grundsubstanzen) zur Grundlage eigentlich das Protoplasma haben, lässt sich Verschiedenes erklären. Obzwar die feineren Lebensvorgänge bei weitem nur an das Endoplasma der Zellen gebunden sind, sind doch die exoplasmatischen Gebilde nicht leblos. Man kann, wie wir das oben erwähnt haben, auf Grundlage gewisser Erscheinungen schliessen, dass sie ganz selbständig und vom Endoplasma unabhängig wachsen können [1]. Man ist wirklich berechtigt, die Grundsubstanzgewebe in einem gewissen Sinne, wenn man auf die Unterschiede der einzelnen Plasmaarten und die weiteren Differentiationen derselben nicht Rücksicht nehmen würde, als Syncytien aufzufassen.

Soviel über die einheitlichen intercellularen Protoplasmaverdichtungen. Nun treten in einer Reihe von Geweben an den Zellgrenzen die Intercellularlücken auf, wodurch die Spezialmembranen resp. die spezialen Exoplasmen der einzelnen Zellen zu stande kommen. Die Substanz, aus der diese bestehen, ist dieselbe, wie im ersteren Falle, und es muss von ihr auch alles das gelten, was betreff der ersteren gesagt wurde. Es ist das ebenfalls ein verdichtetes Protoplasma, in dem man sogar auch faserförmigen Differentiationen, vollständigen Analogien der Bindegewebsfasern, begegnen kann. Diese Faserungen sind aus solchen Geweben unter dem Namen Protoplasmafaserungen

1) Wir haben dies am Exoplasma der Chordazellen nachzuweisen gesucht; dasselbe wurde übrigens auch durch die interesanten Untersuchungen von Ebner (1896 b) über die Wachstumsweise der fibrösen Chordascheide der Fische nachgewiesen.

oder „Fibres unitives“ bekannt. Es ist klar, dass jetzt, nachdem an die Stelle einer einheitlichen Grenzschichte zwei voneinander getrennte und nur mittelst der dünnen Intercellularbrücken zusammenhängende Zellmembranen treten die Endoplasmazellen eigentlich nur desto deutlicher voneinander isoliert sein müssen. Man sieht hier deutlich, dass die bekannten, „Intercellularbrücken“ nichts anderes sind, als die bei der Trennung der einzelnen Zellen voneinander von einem ehemaligen viel intimeren Zusammenhange übrig gebliebenen Substanzpartien, wie sich solche doch notwendig erhalten müssen, wenn die Zellen nicht überhaupt jeden Zusammenhang miteinander verlieren sollen. Früher lagen die Zellen mit ganzen Flächen aneinander, jetzt hängen sie nur an verhältnismässig kleinen Stellen miteinander zusammen. Es wird meistens von den Intercellularbrücken geglaubt, dass sie dazu da sind, damit die Zellen inniger miteinander zusammenhängen können[1], doch in der Wirklichkeit ist, wie wir sehen, die Ursache ihrer Entstehung eine ganz andere; es ist gerade das Gegenteil davon was über die Bedeutung der Intercellularverbindungen der Epithelien und verschiedener Derivate derselben gelehrt wird, wahr[2]. In jedem Falle, in dem die Zellen dicht aneinander liegen und zwischen sie nur die dünnen Scheidewände eingelagert sind, stehen vom physiologischen Standpunkte aus betrachtet, ihre Körper in einem innigeren Zusammenhange, als in den früher erwähnten Geweben, in denen man den schönsten Intercellularverbindungen begegnen konnte.

Statt der Frage nach der Bedeutung der Intercellularbrücken in Epithelien und deren Derivaten[3]) tritt jetzt, wie aus dem, was

[1]) Vergleiche z. B. Hertwigs „Zelle und Gewebe“ Bd. II, S. 33, wo die Bedeutung der Intercellularbrücken von diesem Standpunkte gewürdigt wird.

[2]) Die meisten Befunde der Intercellularverbindungen in neuen Geweben der Epithelreihe, aus welchen solche früher unbekannt waren, haben von diesem Standpunkte ausgesehen eigentlich keinen anderen Wert als den, dass in diesen Geweben das Vorhandensein von Intercellularlücken nachgewiesen wurde.

[3]) Nicht so der Intercellularverbindungen in anderen Geweben. Es fällt

wir oben angegeben haben hervorgeht, die Frage nach der eigentlichen Bedeutung der Intercellularlücken, deren natürliche Folge eben die „Brücken" sind auf, und so kommen wir jetzt auf diese zu sprechen. Man muss die Bedeutung der Lücken darin sehen, dass sie die Leitung der Ernährungsstoffe in den einzelnen Partien des Gewebes auf bessere Weise versorgen als das ohne ihnen möglich wäre. In jenen Geweben, in denen diese Lücken fehlen und deren Zellen nur mittelst der mehrmals besprochenen dünnen intercellularen Scheidewände voneinander getrennt sind, ist es nicht anders möglich, als dass sich der Säftestrom von der einen Zelle zur anderen und durch den Körper derselben zu wieder anderen bewegt, diese Verhältnisse ändern sich wesentlich da, wo statt der dünnen Scheidewände grössere Massen einer Intercellularsubstanz auftreten, wie das z. B. im Hyalinknorpel der Fall ist. Hier strömt die Ernährungsflüssigkeit zwischen den Zellen in der eben erwähnten Substanz und wie man sich davon überzeugen kann, braucht dazu keine besondere Wege, keine besondere Saftbahnen[1]).

Mit dem Auftreten der Vakuolenschichten an den Grenzen

uns z. B. bei weitem nicht die Wichtigkeit solcher Intercellularverbindungen auf wie diejenige zwischen Ovulum und Ovarialzellen (Paladino, Retzius), oder solcher, die die Epithelzellen mit Bindegewebezellen (Schuberg), oder Epithelzellen und Muskelzellen (Heidenhain) unterschätzen.

[1]) Jene „Saftbahnen", die von einer Reihe von Autoren in Knorpelgrundsubstanz bei der Benützung verschiedener Methoden beschrieben wurden (und heute noch beschrieben werden, hält man heute mit Recht alle für durch Konservation versuchte Artefakte. Neuestens sucht diese Ansicht Hansen (1900) näher zu beweisen. Die Ernährungsflüssigkeiten brauchen solche Vorrichtungen nicht, sondern sie bewegen sich überall in der Grundsubstanz. Man kann sich davon nach dem Vorgange von Retterer (1899b) so überzeugen, wenn man zu einem dünnen Knorpelstückchen (Sternum junger Säugetiere) einen Farbstoff zugiebt; dieser letztere dringt ganz gleichmässig in das Innere des Knorpels und hält sich nicht im mindesten an bestimmte Partien dessen Grundsubstanz. Nur da wo die Knorpelzellen mittelst ihrer Fortsätze zusammenhängen, wie wir das z. B. im Cephalopoden- embryonalem Säugetierknorpel hie und da im Selachierknorpel beobachten kann, strömen, wie selbstverständ sich, die Flüssigkeiten entlang dieser Fortsätze.

der Zellen, wie wir sie im Epithel- oder Chordagewebe sehen, ändern sich mit einem Mal die Verhältnisse; es ist ganz sicher, dass die Flüssigkeiten jetzt den Weg durch diese nehmen und sich, solange die Vakuolen noch gegeneinander abgeschlossen sind, von der einen von ihnen zur anderen, also durch die intervakuolaren Lamellen hindurch sich verbreiten und erst von hier aus in das Innere der Zellen gelangen. Es lässt sich nicht bezweifeln, dass dieser Weg besonders da, wo das Gewebe in grösseren Partien vorkommt, für den Lymphstrom viel bequemer ist als die beiden, die wir früher erwähnt haben; noch bequemer gestalten sich für denselben die Verhältnisse, wenn die einzelnen Vakuolen zusammenfliessen und wenn dadurch einheitliche Intercellularlücken zu stande kommen. Jetzt haben wir schon wirkliche durchgängige Lymphbahnen vor uns. Die Frage, ob die hier erwähnten Intercellularlücken wirklich zu solchen Zwecken dienen, wurde schon vor längerer Zeit eifrig besprochen und es wurden zu diesem Zwecke Versuche mittelst Injektionen der Intercellularlücken von seiten der Lymphbahnen des subepithelialen Bindegewebes gemacht, die alle zu positiven Resultaten führten (Klein, Retzius, Henle, Nalepa[1]). Daneben können wir an die Beobachtungen Czermaks (Anatom. Anzeiger 1896) aufmerksam machen, der an mit Hämatoxylin gefärbten Präparaten den Inhalt der Intercellularlücken in das Innere der einzelnen Zellen übergehen sah. Direkte Verbindungen der Intercellularlücken des Epithels (embryonale Epidermis von Ichthyophis) mit subepithelialen Gefässen sahen an ihren Präpa-

[1]) Klein, On the lymphatic system of the skin. Quart. Journ. micr. Science. Vol. XXI. 1881.

Key und Retzius, Zur Kenntnis der Saftbahnen in der Haut. Biolog. Untersuchungen von G. Retzius 1881.

Henle, Das plasmatische Kanalsystem des Stratum mucosum. Nachr. d. Ges. d. Wiss. zu Göttingen 1887.

Nalepa, Die Intercellularräume des Epithels und ihre physiologische Bedeutung bei den Pulmonaten. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. in Wien. Abt. I, Bd. 88, 1983.

raten die Gebrüder Sarasin[1]), dieselben fanden auch, dass an diesem Objekte die Intercellularlücken an der Oberfläche des Epithels frei nach aussen ausmünden. Dasselbe eigentümliche Verhalten ist es uns neuestens an einem ganz anderen Objekte, an dem auffallend dicken Epithel aus der Mundhöhle von Chimaera monstrosa zu finden gelungen [2]).

Wie es aus allem dem, was wir in diesem Kapitel sowie in einzelnen der vorangehenden betreffend der Verhältnisse an den Zellgrenzen angeführt haben, hervorgeht, hat die Natur nicht einmal so das Bestreben, die eigentlichen Lebenscentren, als welche die Endoplasmen gelten, miteinander inniger zu vereinigen, wie man sich das früher dachte, sondern diese werden in vielen Geweben eher voneinander durch Einlagern festerer Substanzen abgetrennt. Es ist das nicht das Exoplasma allein, das dabei eine Rolle spielt, es kommen da auch die oben beim Besprechen des Chordagewebes von uns erwähnten „Zwischenkörperchen“, die da, wo sie in die Mitte fadenförmiger Intercellularbrücken eingelagert sind, wirklich die Zellen voneinander trennen in Betracht.

Jener Umstand ist jedenfalls eigentümlich, dass, wenn auch auf der einen Seite ein Bestreben, die Zellen zu isolieren, sich nicht verkennen lässt, in einer Reihe anderer Fälle jede Spur von Zellgrenzen fehlen kann, so dass das Protoplasma in einheitlichen Schichten auftreten kann. Wir meinen da die bekannten syncytialen Zustände der Keimblätter, einzelner Gewebe oder einzelner Organe. Immer stellen uns diese Zustände nur Ausnahmen vor. Es ist sehr schwer, über die Ursachen, die zu ihrer Entstehung führen, etwas Bestimmtes zu sagen. Das müssen wir jedenfalls mit der Mehrzahl der Autoren annehmen, dass solche Zustände sekundär sind und nicht, wie das in der

1) P. u. F. Sarasin, Ergebnisse naturwiss. Forschungen auf Ceylon. Wiesbaden 1887.

2) Vergl. Bibliographie anatomique T. XI. 1902. S. 217.

neueren Zeit einige (Withmann, Sedgwick, Delage) wollten, primär.

Bisher haben wir nur die Bedeutung der zur Trennung der einzelnen Zellen (der Endoplasmazellen) dienenden Einrichtungen hervorgehoben. Jetzt wollen wir wieder einige Worte der eigentlichen Bedeutung der Intercellularverbindungen widmen. Es lässt sich nicht bezweifeln, dass die Intercellularbrücken (wir reden da nur von solchen!) immer nur als eine natürliche Folge des Erscheinens der Lücken an den Zellgrenzen aufzufassen sind[1]). Wenn man sie aber schon von diesem Standpunkte aus betrachtet, so kann man doch nicht annehmen, dass sie da von der ehemaligen viel intimeren Verbindung der Zellen nur zu dem Zwecke übrig bleiben sollten, damit die Zellen sich nur aneinander stützen können, und das Gewebe nicht jeden Zusammenhang verliere. Wir sind vollkommen überzeugt, dass hier die Verbindungen nicht ausschliesslich wegen dieser, um so zu sagen, mechanischen Aufgaben vorhanden sind; sie haben daneben noch eine höhere Rolle zu spielen. Es ist noch aus anderen Gründen daran gelegen, dass die Zellen im Zusammenhange bleiben. Nur dann, wenn seine Elemente überall zusammenhängen, kann ein Gewebe wirklich ein selbstständiges Ganzes bilden; die Brücken, wenn sie auch nur vom Exoplasma ausgehen, sind es doch, die das Protoplasma des ganzen Gewebes zu einem Ganzen verbinden. Wenn wir jetzt von diesem Standpunkte aus das Gewebe betrachten und auf die Unterschiede des Exo- und Endoplasmas nicht Rücksicht nehmen, so haben wir auch hier, wie im früheren Falle, wo die Lücken fehlten, wenn nicht ein Syncytium, so doch eine überall zusammenhängende Protoplasmapartie vor uns.

Soviel von Epithelgewebe. Was die verschiedenen Bindegewebsarten betrifft, so ist eine solche Kontinuität des Proto-

[1]) Von anderen Verbindungen der Zellen gilt dies nicht; auch die Verbindungen zwischen den Zellen fremdartiger Gewebe wie auf solche seinerseits Schuberg (1893) aufmerksam machte, haben z. B. eine ganz andere Bedeutung.

plasmas in solchen nach der Annahme der exoplasmatischen Grundlage der Grundsubstanzen eine direkte Konsequenz derselben. Ob dies für alle Grundsubstanzgewebe seine Geltung hat, lässt sich jedenfalls nicht sagen; bisher liegen nur über einige Grundsubstanzgewebe der Wirbeltiere in dieser Beziehung nähere Nachrichten vor. Die grössere Partie der Arbeit steht eigentlich bevor; man wird auch die verschiedenen Gewebsarten der Wirbellosen in Beziehung auf diese Frage genau prüfen müssen ehe man ein definitives Urteil über den Bau des Tierkörpers im Allgemeinen wird aussprechen können.

Aus allem dem, was wir in den vorangehenden Zeilen über die Verhältnisse in den verschiedenen Stützsubstanzarten, in dem Epithelgewebe und deren Derivaten gesagt haben, geht in jedem Falle schon jetzt soviel hervor, dass das Protoplasma in grossen Teilen des Wirbeltierkörpers auf die von uns angegebene Weise zusammenhängt und man kann als sehr wahrscheinlich annehmen, dass so etwas auch von den übrigen bisher in dieser Beziehung nicht genügend bekannten Geweben (dem Nervengewebe z. B.) gelten wird.

Die Resultate, zu denen wir in unserer Arbeit kommen, erinnern in hohem Masse an die seinerzeit von Beale (1862) und später von Heitzmann (1873) ausgesprochenen Lehren.

Nach Beale sind die Gewebe des Tierkörpers aus zwei Substanzen, einer „Keimsubstanz" („Germinal Matter") und einer „geformten Substanz" („Formed Matter") zusammengesetzt. Die zweite geht aus der ersteren durch Umbildung derselben hervor und wäre etwa unserem Exoplasma gleichzustellen, abgesehen davon, dass das, was Beale[1]) darunter versteht, sich nicht

[1]) Nach Beale (1862, S. 8) wäre die Definition der geformten Substanz die folgende: „Geformte Substanz, welche früher einmal im Zustand von Keimsubstanz existierte, nun aber aufgehört hat thätig zu sein. Sie kann ihre Kräfte lebloser Substanz nicht mitteilen. Ihre Zusammensetzung, Kraft und Eigenschaften hängen von den Kräften der Keimsubstanz ab, welche sie oft schützend umgiebt."

immer genau mit unserem Exoplasma deckt. (Vergl. Beale, 1862, S. 8.) Ein Unterschied würde auch darin liegen, dass sich Beale seine „geformte Substanz" als von der Keimsubstanz vollkommen abhängig vorstellt, was wir auf Grundlage gewisser oben mitgeteilter Beobachtungen nicht annehmen können.

Was die Auffassung von Heitzmann betrifft, so betrachtet dieser den ganzen Tierkörper als einen „Klumpen von Protoplasma". Überall, sowohl im Zellkern wie im eigentlichen Protoplasma und in der Grundsubstanz ist ein allgemeines Netz von lebender Substanz ausgebreitet und die Unterschiede zwischen Protoplasma und Grundsubstanz bestehen nur in dem verschiedenen Inhalte der Maschen des Netzes. Von so etwas kann heute natürlich nicht die Rede sein, aber ein guter Kern scheint doch in seiner seinerzeit von allen Seiten verurteilten Theorie zu liegen. Das Protoplasma bildet, wie wir das oben gezeigt haben und wie das auch aus den Untersuchungen anderer Autoren der neuesten Zeit hervorgeht, wirklich die eigentliche Grundlage gewisser Grundsubstanzen und somit der ganzen Gewebe, wenn auch in mehr oder weniger modifiziertem Zustande.

Darin können wir jedenfalls Heitzmann nicht beistimmen, wenn er, auf den Zusammenhang des Protoplasmas im ganzen Tierkörper hinweisend, seine Lehre bis zu den letzten Konsequenzen führt und die ganze Schwann-Schultzesche Cellulartheorie verwerfen will. Darin ist er jedenfalls zu weit gegangen. Auch nach demjenigen Standpunkte, den wir in dieser Arbeit vertreten, bestehen die Gewebe, um die es sich handelt, trotzdem ihnen ursprünglich überall das Protoplasma zur Grundlage dient, aus bestimmten näher abgegrenzten Elementen, an die hauptsächlich das Leben gebunden wird. Dies sind die „Endoplasmazellen", wie wir sie an vielen Stellen der vorliegenden Arbeit provisorisch benannt haben[1]) oder die Proto-

[1]) Auch Hansen (1899) benützte bereits diesen Namen.

blasten wie sie Koelliker (1889, S. 8.) nennen würde. Den Begriff einer Zelle sollte man, streng genommen, in der Einschränkung auf das Endoplasma, das Protoplasma sensu str. gebrauchen.[1]) Eine solche Einschränkung wird einmal, wenn man bedenkt, dass man bisher mit einem und demselben Namen „Zelle" einerseits eine „Endoplasmazelle" des Knorpelgewebes, andererseits eine „Gesamtzelle" des Epithel- oder Chordagewebes bezeichnet, notwendig sein. Man darf wirklich, wenn man bei der bisherigen unpassenden Nomenklatur bleiben und zugleich konsequent sein will, schwer mit dem Namen „Zelle" das bezeichnen, was wirklich eine Zelle ist, dasjenige, was wir in unserer Arbeit ebenfalls nur provisorisch als „Gesamtzelle" benannt haben!

VI. Isoliert vorkommende Knorpelzellen, das Knorpelgewebe und die verschiedenen Arten der Grundsubstanzbildung in demselben.

Ebenso wie ein Chordagewebe, dessen Zellen, wie wir das oben an einem bestimmten Falle gesehen haben, mittelst ihrer Exoplasmen untereinander verschmolzen sind, auffallend einem Knorpelgewebe ähnlich wird, erinnern auf der anderen Seite, was ihr allgemeines Aussehen betrifft, die Knorpelzellen, wenn man sie voneinander isoliert, in einem andersartigen Gewebe liegend vorfindet, ungemein an die in der Regel voneinander getrennten Chordazellen.

Da, wo wir ein zusammenhängendes Knorpelgewebe vor uns haben, lassen sich gewöhnlich die Verhältnisse der knorpeligen „Gesamtzellen", so können wir die Zellen samt den zu ihnen gehörenden, in Grundsubstanzterritorien umgewandelten Exoplasmapartien benennen, sehr schwer untersuchen. Die be-

[1]) Vergleiche die Arbeiten von Hansen (1889, S. 434 und 1900, S. 185 ff.) in denen man etwa dieselbe Auffassung der Sache findet.

treffenden Territorien sind in den hyalinen Knorpeln in der Regel so miteinander verschmolzen, dass es sich kaum erkennen lässt, wo man ihre Grenzen suchen sollte. Das Gewebe wird dazu noch durch einige weitere Umstände, so durch Umwandlungen der ganzen Zellen in Grundsubstanz, weiter modifiziert und die Verhältnisse werden so kompliziert, dass man dieselben am Ende sehr schwer verstehen kann. Auch da, wo die einzelnen Territorien, wie wir das in den meisten Cyklostomenknorpeln sehen, durch scharfe Grenzen gegeneinander abgegrenzt sind, sind die ursprünglichen Verhältnisse der Zellen durch Mangel an Raum und den gegenseitigen Druck der Zellen meistens so verändert, dass auch diese noch an sich günstigsten Fälle für uns weniger lehrreich sind, als man sich das denken könnte. Alles dies fällt in solchen Fällen, wo die Knorpelzellen voneinander isoliert vorkommen, fast keinem Drucke unterworfen sind und wo es ihnen nicht an Raum zu ihrer vollständigen Entwickelung fehlt, weg. Die auffallende Ähnlichkeit der Knorpelzellen mit Chordazellen, jedoch auch mit Epithelzellen, tritt in diesen Fällen leicht auf. Die die Knorpelzellen umgebenden Grundsubstanzschichten, die wir da als Knorpelkapseln bezeichnen können[1]), zeigen in vielen Beziehungen vollkommen das Verhalten der Exoplasmen des Chordagewebes.

Die Fälle, in denen man solchen isoliert vorkommenden Knorpelzellen begegnen kann, sind verhältnismässig sehr selten und nicht alle sind zu unseren Untersuchungen gleich günstig[2]). Wir finden z. B. isoliert liegende Knorpelzellen in einer grossen Menge in den fibrösen Chordascheiden der Selachier

[1]) Obzwar sich hier mit diesem Namen nicht vollkommen das deckt, was unter ihm im zusammenhängenden Knorpelgewebe meistens verstanden wird.

[2]) Vielfach kommen solche isoliert liegende Knorpelzellen in verschiedenen pathologischen Bildungen, hauptsächlich in Chondromyxomen vor. Eine Abbildung derselben von einer solchen Stelle findet man z. B. bei Cornil-Ranvier (1901, 411, Fig. 183.)

und Dipnoer; es sind das Zellen, die in diese Scheiden von aussen eingewandert sind und sich daselbst, durch die einzelnen bindegewebigen Züge der Scheide voneinander getrennt, weiter entwickeln. Wegen gewisser Eigentümlichkeiten, die man da beobachten kann, es handelt sich da neben der Bildung von Knorpelkapseln noch um eine Ausscheidung der Knorpelsubstanzen nach aussen und eine Assimilation des umgebenden Gewebes, müssen wir da diesen Fall vorläufig beiseite lassen.

In einer entschieden reineren Form kann man die isoliert liegenden Knorpelzellen in den Perichondrien einiger Knorpel finden, doch sind solche Fälle verhältnismässig selten. Soweit uns bekannt ist, kommen sie am ehesten bei Cyklostomen (Petromyzon, Myxine) vor. Das Perichondrium stellt, wie das durch Untersuchungen verschiedener Autoren genügend nachgewiesen worden ist, ein chondrogenes Gewebe vor. Bei dem Zuwachsen des Knorpelgewebes von seiten des Perichondriums ändern sich die Zellen eines solchen in Knorpelzellen um. Der Umstand, dass wir da so selten isoliert vorkommenden Knorpelzellen begegnen können, lässt sich dadurch erklären, dass sich da fast immer mit den Zellen zugleich auch die sie umgebenden fibrösen Massen durch einen Assimilationsprozess in Knorpelgrundsubstanz umwandeln und dass so die Zellen des Perichondriums, sobald sie sich in Knorpelzellen umgewandelt haben, auch sogleich mit dem grossen Knorpelkomplex verschmelzen. Nur bei Cyklostomen finden wir in den Perichondrien stellenweise Zellen, die, obzwar sie sich durch Ausscheidung von Knorpelkapseln in Knorpelzellen umgewandelt haben, doch vom Knorpelgewebe wenigstens eine Zeit lang vollkommen isoliert bleiben. In unserer älteren Arbeit über die Histologie und Histogenese des Cyklostomenknorpels haben wir einige solcher Zellen aus den Perichondrien der „blau sich färbenden“ („grauen“) Knorpel von Petromyzon abgebildet (1897, Taf. XXX, Fig. 15). Neuestens hat ähnliche auch Schaffer gefunden und er liefert in seiner

letzten Arbeit (1901c) eine Abbildung, an der sie dargestellt sind (Taf. VIII, Fig. 24 l. c.). Die Knorpelkapseln der Zellen, um die es sich da handelt, sind so auffallend dick, dass es uns als vollkommen ausgeschlossen erscheinen muss, dass es sich da um passiv verknorpelte Bindegewebszellen handeln könnte. Die Bindegewebszellen sind übrigens vollkommen nackt und viel kleiner als solche Knorpelzellen und es wäre daher sehr schwer vorstellbar wie sich an ihrer Oberfläche passiv eine Knorpelkapsel bilden könnte; auch müsste eine solche auf der dem Knorpelkomplex zugewendeten Seite der Zellen, wie es leicht erklärlich ist, dicker sein als auf der anderen, so etwas kann man jedoch niemals beobachten.

Die schönsten Fälle von isolierten Knorpelzellen sind jedoch nicht diejenigen, denen man in den festen Bindegewebschichten der Perichondrien begegnet[1]). Viel günstiger für unsere Zwecke sind jene, die man sowohl bei Petromyzon, wie bei Myxine da finden kann, wo der Knorpel mit einem bleibenden Vorknorpelgewebe oder mit einem lockeren Bindegewebe durch Übergänge verbunden ist. Im Vorknorpelgewebe isoliert vorkommende Knorpelzellen haben wir seinerzeit schon in unserer älteren Knorpelarbeit (1897, Taf. XXXI, Fig. 3) abgebildet[2]), solche aus lockerem Bindegewebe dortselbst in den Figg. 6 und 7. Besonders die von der anderen Stelle werden uns hier interessieren. Die Stelle, an der ein solcher Übergang vom lockeren Bindegewebe zum Knorpelgewebe zu sehen ist, befindet sich am proximalen Ende der zu dem Tentakularapparat der Myxine zugehörenden Knorpelstücke. Die betreffenden Knorpel, die zu den mit Hämatoxylin blau sich färbenden Parenchym-(Zellen-)knorpeln gehören, sind

1) Denn auch hier müssen die in der festen fibrösen Grundsubstanz der Perichondrien liegende Zellen einem starken Drucke unterworfen sein.

2) Neuestens fanden wir massenhaft solche isoliert liegende Knorpelzellen in der Umgebung jenes Vorknorpels, der sich in der Sehne der Retractor linguae von Myxine befindet. Sie liegen zum Teil noch in Partien des Vorknorpelgewebes, zum Teil im fibrillösen Bindegewebe.

von allen Seiten von einem dichten Perichondrium umgeben, und nur an ihrem proximalen Ende gehen sie in das oben erwähnte Gewebe allmählich über. Schon in ihren Perichondrien finden wir zahlreiche frei liegende Knorpelzellen und zwar in einer entschieden grösseren Menge, als irgend anderswo an ähnlichen Stellen. Was nun den betreffenden Übergang betrifft, so kann man da bemerken, dass in dem Gewebe, in welches der Knorpel übergeht bis in eine ziemlich grosse Entfernung vom Knorpel vereinzelte oder kleine Gruppen bildende freie Knorpelzellen zerstreut vorkommen, es sind das solche Zellen, wie wir sie in unseren Figg. 37 a—k (Taf. XLIII/XLIV) abgebildet haben [1]).

Was an den betreffenden Zellen auf den ersten Blick auffallend ist, ist erstens ihre Grösse, durch die sie sich von den kleinen Zellen des Bindegewebes unterscheiden und zweitens ihre mit Hämatoxylin intensiv sich färbenden Knorpelkapseln. Auch hier ist es vollkommen sicher, dass wir da mit wirklichen Knorpelzellen was zu thun haben und nicht vielleicht nur mit durch den Einfluss des nahen Knorpelgewebes, also passiv veränderten Bindegewebszellen. Die gewöhnlichen Bindegewebszellen, die man da überall zwischen den veränderten Zellen sieht, sind viel kleiner und sind auch vollkommen nackt oder sie sind nur von acidophilen Hüllen umgeben. Die Knorpelkapseln der isoliert liegenden Knorpelzellen sind in den meisten Fällen erheblich dick, so dass man voraussetzen muss, dass sie einem längeren Bildungsprozess ihr Dasein verdanken.

Aus den an der betreffenden Stelle nebeneinander vorzufindenden Übergangsstadien kann man sich die ganze Ent-

[1]) Es ist eigentümlich, dass wir diese Zellen nur in einem der von uns untersuchten Präparate in einer grösseren Menge vorfinden. Benutzt wurden von uns Querschnittserien resp. Längsschnittserien durch ganze Köpfe von Myxine glutinosa. Geschnitten wurden dieselben nach Celloidineinbettung und die Schnitte wurden mit Delafieldschen Hämatoxylin gefärbt. Versuche mit Paraffineinbettung gelangen wegen der bedeutenden Härte der einzelnen Knorpelstücke des Kopfskeletts nicht.

wickelungsgeschichte der isoliert vorkommenden Knorpelzellen rekonstruieren. Man sieht da zuerst nackte, verzweigte oder einfach spindelförmige Bindegewebszellen, weiter grössere von einer acidophilen Membran umgebene Zellen, die schon die Bedeutung von Vorknorpelzellen haben. Diese sind entweder abgerundet oder noch verzweigt; auch im ersteren Falle haben sie in der Regel noch feine Fortsätze. Wenn sie spindelförmig sind, gehen sie an ihren beiden Enden in lange fadenförmige Fortsätze über. Wenn sich diese Zellen in Knorpelzellen umbilden, bemerkt man dies daran, dass ihre ursprünglich ganz feinen acidophilen Zellwände sich intensiv mit Hämatoxylin zu färben anfangen und zugleich dicker werden. Während dies geschieht, brauchen die Zellen zuerst noch nicht einmal ihre ursprüngliche Form zu verlieren. Unsere Fig. 37 i stellt uns z. B. eine verästelte junge Knorpelzelle vor, eine solche die an ihrer ganzen Oberfläche von einer verknorpelten dünnen Zellmembran überzogen ist, die sich auch auf die Oberfläche der Fortsätze verfolgen lässt. In der That ist der erwähnte Fall als eine Ausnahme zu betrachten, denn in der Regel verschmelzen schon am ersten Anfange der Verknorpelung des Exoplasmas (eine andere Bedeutung hat die Zellmembran nicht!) die Fortsätze der Zelle in toto mit dem knorpeligen Exoplasma, und die Fortsätze, in die die Zelle ausläuft, sind zu der Zeit schon vollkommen solid. Wenn die Zelle an ihren Enden, wie das meistens der Fall ist, in feine Fortsätze ausläuft, so kann man diese als mit Hämatoxylin blau sich färbende Knorpelfasern mehr oder weniger weit in dem umgebenden Gewebe verfolgen. Gleichzeitig als das Exoplasma zunimmt, zieht sich das Endoplasma auf einen abgerundeten Raum in der Mitte der Zelle zurück; es ist dies besonders da auffallend, wo es sich um verzweigte oder spindelförmige Zellen handelt, (Tafel XLIII/XLIV, Fig. 37 d, g) bei abgerundeten Zellen scheint dies jedenfalls selbstverständlich zu sein.

Die Zellen erinnern jetzt auffallend an Chordazellen des epidermoiden Typus, wie wir solche in einem der vorangehenden Kapitel beschrieben haben.

Die vereinzelt liegenden Knorpelzellen haben, wie es sich nicht bezweifeln lässt, die Bedeutung von in Knorpelzellen umgewandelten Bindegewebszellen [1]). Man sieht ja in vielen Fällen, dass sie auch im entwickelten Zustande ihre ehemalige Form, und soweit dies überhaupt möglich, ihre Fortsätze behalten [2]).

Wie sich die in Knorpelzellen umgewandelten Zellen des Bindegewebes eigentlich zu denen, die ihre primitive Form behalten haben, verhalten, lässt sich nicht gut erkennen, vielleicht hängen sie mit ihnen noch mittelst (nicht verknorpelter) Verbindungen zusammen. Wir schliessen dies daraus, dass es uns jedenfalls nur in einem vereinzelten Falle, zwischen zwei sonst isolierten Knorpelzellen verknorpelte Intercellularverbindungen zu finden gelungen ist (vergl. Taf. XLIII/XLIV, Fig. 37h).

Die Form, in der uns die Knorpelzellen in den von uns zuletzt erwähnten Stadien erscheinen, muss man im gewissen Sinne für eine Urform der Knorpelzellen (Gesamtzellen) halten, alles was bei Knorpelgewebe wegen enger Lage und des gegenseitigen Druckes der Knorpelzellen nicht zur Entwickelung kommen kann oder unterdrückt wird (so z. B. die Fortsätze der Zellen), lässt sich hier beobachten.

In noch späteren Entwickelungsstadien verlieren endlich die Zellen meistens ihre Fortsätze überhaupt, und sie runden sich dabei

[1]) Wir haben wenigstens nicht die geringste Veranlassung, die Zellen, aus denen da die Knorpelzellen sich bilden, als von den normalen Bindegewebszellen verschieden aufzufassen und in ihnen vielleicht eine besondere Zellenart zu sehen.

[2]) Nur in einigen Fällen kann auch das Vorhandensein von Fortsätzen an solchen Zellen dadurch vorgetauscht werden, dass vorüberlaufende durch Einwirkung der Zellen verknorpelnde Fibrillen mit dem Exoplasma der ersteren verkleben. Allein auf diese Weise das Vorhandensein der „geschwänzten" Knorpelzellen zu erklären, wie das Schaffer seinerzeit (1897, S. 186) wollte, ist nicht möglich.

immer mehr ab. Die Knorpelkapseln sehen jetzt vollkommen so aus wie diejenigen der zusammenhängenden Knorpelgewebspartien, und sie können eine beträchtliche Dicke erreichen. Nicht selten findet man Zellen, deren Exoplasma, was seine Dicke betrifft etwa den Grundsubstanzpartien, die im benachbarten Knorpel zwischen je zwei Zellen sich befinden, gleichkommt, und doch entsprechen die letzteren eigentlich zweien Exoplasmaschichten. Auch diese Erscheinung lässt sich dadurch erklären, dass die freiliegenden Knorpelzellen nicht einem so grossen Drucke unterliegen, wie diejenigen der Knorpelkomplexe und sich daher ungehindert entwickeln können. Von solchen meistens schon vollkommen kugelförmigen Zellen stellt unsere Fig. 37 a ein Beispiel vor. Was sich immer noch an den frei liegenden Zellen beobachten lässt, ist die auffallende Ungleichheit in der Dicke des Exoplasmas an verschiedenen Seiten einer und derselben Zelle (vergl. Fig. 37 g). Auch durch diese ihre Eigenschaft erinnern die frei liegenden Knorpelzellen ungemein an Chordazellen. Es ist klar, dass die Ursache dieser Erscheinung nicht immer in einem von aussen auf die Zellen wirkenden Drucke zu suchen ist. Man sieht jetzt, dass, wenn man sich auch im zusammenhängenden Knorpelgewebe mit einem solchen Verhalten begegnet, dieses nicht immer auf die von uns angedeutete Weise zu erklären ist.

Die Exoplasmen, oder wie wir sie hier nennen, die „Knorpelkapseln" der frei liegenden Knorpelzellen sind in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle vollkommen homogen, sie unterscheiden sich daher in dieser Beziehung nicht von denen der zusammenhängenden Knorpelgewebe. Nur in einigen Fällen bemerken wir an denselben doch einige Eigentümlichkeiten, denen wir im zusammenhängenden Gewebe in der Regel nicht zu begegnen pflegen.

Es handelt sich da um eine ganz eigentümliche Schichtung der Knorpelkapsel, nach der man schliessen muss, dass diese da nicht so vollkommen fest ist, wie das anderswo der Fall ist.

Es handelt sich da, so macht wenigstens auf uns die Sache den Eindruck, um festere Lamellen, die wieder mittelst feinerer untereinander verbunden sind. Das Exoplasma bekommt auf diese Weise ein etwa spongiöses Gefüge, wie das unsere Abbildungen Tafel V, Fig. 37 a, d, e, g darstellen. Wir sind geneigt, diese Verhältnisse dadurch zu erklären, dass es sich da um eine nicht vollständige Hyalinisierung der Knorpelkapseln handelt. Fibrillen, deren Vorhandensein man eigentlich voraussetzen könnte, ist uns im Exoplasma nicht zu finden gelungen.

Ausser den gerade besprochenen vereinzelt vorkommenden Knorpelzellen begegnet man auf der oben von uns hervorgehobenen Stelle auch allen möglichen Übergängen, die von diesen bis zu dem eigentlichen zusammenhängenden Knorpelgewebe führen. Man kann z. B. oft finden, wie zwei Zellen untereinander verbunden sind. Da, wo ihre Exoplasmen untereinander verschmolzen sind, bemerkt man nicht die geringste Spur einer Grenze, das Exoplasma ist an dieser Stelle vollkommen einheitlich. Die meisten dieser Fälle sind jedenfalls primär, es ist aber nicht ausgeschlossen, dass solche auch sekundär, durch Aneinanderlegen von früher freiliegenden Zellen zu stande kommen können. Neben den Fällen, wo sich zwei Zellen verbinden, finden wir kleinere Komplexe (Fig. 37 b), und von diesen ist zu dem Knorpelgewebe nur ein Schritt. Bemerkenswerte Verhältnisse stellt unsere Fig. 37 f vor. Es handelt sich da um einen durch die Teilung einer freien Knorpelzelle entstandenen Zellenkomplex, der aussen von einer dicken Grundsubstanzschichte umgeben ist. Offenbar hat sich hier eine Zelle innerhalb ihrer Knorpelkapsel geteilt, und der Fall stellt so ein Analogon einer sog. „isogenen Gruppe“ (Renaut) vor, wie man solche im Knorpelgewebe vielfach findet.

Die freiliegenden Knorpelzellen, wie wir sie gerade in den vorangehenden Zeilen beschrieben haben, lehren uns auf eine überaus instruktive Weise die Bildung der Knorpelkapseln und

der Grundsubstanz des Knorpelgewebes zu verstehen. Wie wir es sahen, lassen sich alle Vorgänge, denen man da begegnet, ohne jede Beschwerde dadurch erklären, dass man die Umwandlung des Protoplasmas in Exoplasma und dieses in Knorpelgrundsubstanz annimmt. Beträchtlich grössere Schwierigkeiten würde es bereiten, wenn man die Verhältnisse der freien Knorpelzellen durch Ausscheidung der Knorpelgrundsubstanz nach aussen aus den einzelnen Zellkörpern annehmen wollte. Besonders die „geschwänzten" Knorpelzellen liessen sich auf eine solche Weise schwieriger erklären, man müsste da eine Umfliessung der Zellen und ihrer Fortsätze durch die Knorpelsubstanz annehmen, aber dadurch gerade liessen sich z. B. die auffallenden Unregelmässigkeiten in der Dicke der Knorpelkapsel nicht erklären. Dass die Umbildung des Protoplasmas auf der Zelloberfläche zur Knorpelkapsel nicht so ganz einfach geschieht, müssen wir; wenn wir der neuesten Entdeckungen über die Struktur der Knorpelgrundsubstanz gedenken[1]), einsehen.

Aus dem Baue des entwickelten Knorpelgewebes, in dem die Zellen dicht liegen und die den einzelnen von ihnen zugehörenden Grundsubstanzpartien miteinander von Anfang an verschmolzen sind, lässt sich die eigentliche Bedeutung der Grundsubstanz und des Gewebes nicht so leicht erkennen, und man darf sich daher nicht wundern, dass hier von den meisten Autoren, eigentlich früher auch von uns selbst, die Entstehung der Knorpelgrundsubstanz einfach durch einen Ausscheidungsprozess erklärt wurde. Wenn uns jetzt die eigentliche Bedeutung der Grundsubstanz bekannt ist, so ist es leichter auch im entwickelten zusammenhängenden Knorpelgewebe eine Reihe von Belegen für unsere Deutungen zu finden. Wir werden jetzt in folgenden Zeilen vom unserem Standpunkte aus näher auf das Knorpelgewebe eingehen.

[1]) Hansen, dessen Arbeiten wir da meinen, benützte zu seinen Untersuchungen ebenfalls isolierte Knorpelzellen, diejenigen aus dem Discus intervertebralis.

Was das „Endoplasma" (die Knorpelzellen selbst) betrifft, so gilt von ihm im allgemeinen dasselbe, was von dem der Chordazellen bereits oben gesagt wurde. Das Endoplasma der Knorpelzellen nimmt, wie wir das bereits bei den vereinzelt vorkommenden Knorpelzellen gesehen haben, in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle im Innern des Exoplasmas (der Grundsubstanz) einen mehr oder weniger regelmässig abgerundeten Raum ein. Verzweigte oder spindelförmige Knorpelzellen kommen bekanntlich ebenfalls, wenn auch seltener vor; sie scheinen eine Ausnahme von einer allgemein gültigen Regel vorzustellen, doch lässt sich ihr Verhalten entweder auf eine ähnliche Weise, wie wir das an den verzweigten, im Exoplasma eingeschlossenen Zellen des Chordagewebes (vergl. Taf. XLI/XLII, Fig. 27), oder eher auf eine solche, wie wir das seinerzeit beim Besprechen der bei Selachiern stellenweise vorkommenden verzweigten oder spindelförmigen Zellen gesehen haben, leicht erklären. Dass eine Knorpelzelle immer nackt ist, ist, wenn man ihre Identität mit dem Endoplasma anderer Zellarten bedenkt, gar nicht überraschend, die zu ihr gehörende Zellmembran muss man eben in der Knorpelgrundsubstanz suchen.

In unserer Fig. 39, Taf. XLIII/XLIV haben wir eine Partie eines hyalinen Knorpels aus der Decke des primordialen Craniums von Syngnathus acus dargestellt und machen jetzt auf einige Analogien der hier vorkommenden Zellen und Knorpelkapseln mit Exo- und Endoplasma der Chordazellen aufmerksam. Wir könnten ohne Zweifel statt des hier gewählten Beispieles auch manchen anderen Knorpel nehmen, denn das, was wir in unserem Falle zu sehen bekommen, ist nichts, was nur ihm eigentümlich wäre; doch soweit unsere Erfahrungen reichen, lässt sich das Verhalten der Knorpelkapsel zu der Grundsubstanz selten so schön beobachten wie hier.

Wie man auf unserer Abbildung sehen kann, sind die eigentlichen „Knorpelzellen" („Endoplasmazellen") sehr klein und

kugelförmig. Sie sind von ziemlich breiten Höfen einer färbbaren Substanz umgeben, auf welche weitere Schichten einer sich nicht färbenden Substanz folgen; diese Höfe und Schichten muss man als zu den Zellen gehörende „Knorpelkapseln" auffassen. Erst nach aussen von ihnen folgt die eigentliche schon überall zusammenhängende Knorpelgrundsubstanz. Eine solche Beschaffenheit, wie wir es da gezeigt haben, hat der Knorpel in seinen oberflächlichen Partien; weiter von seiner Oberfläche bemerkt man schon einige Unterschiede, die wir vorläufig nicht beachten müssen.

Wenn man die Körperzellen samt den grossen Knorpelkapseln, in deren Innerem sie liegen, ansieht, so erkennt man sofort, dass da dieselben Verhältnisse, wie wir sie im Chordagewebe gefunden haben, sich wiederholen. Die verschiedene Dicke der Knorpelkapseln entspricht einem ähnlichen Verhalten der Exoplasmen im ersteren Gewebe, auch die Ursache dieser Erscheinung ist da dieselbe. Nun stellen uns die betreffenden Knorpelkapseln nur eine kleine, durch eine abweichende Konsistenz und Färbungsvermögen sich auszeichnende Partie des eigentlich zu dem Endoplasma gehörenden Grundsubstanzterritoriums dar, die von der übrigen durch eine scharfe Grenze abgegrenzt ist. An dieser letzteren bemerkt man nicht die geringsten Grenzen, durch welche angedeutet wäre, was von ihr zu den einzelnen Endoplasmen zugehört. In den Knorpelkapseln, die man da vor sich hat, kommt also wenigstens teilweise die Individualität der einzelnen das Knorpelgewebe zusammensetzenden „Gesamtzellen" zum Ausdrucke. Auch diese Knorpelkapseln verschmelzen endlich mit der einheitlichen Partie der Grundsubstanz, und von den ehemaligen Zellen bleibt da nur das Endoplasma (die eigentliche Knorpelzelle) übrig, die ihre Selbständigkeit natürlich lebenslang behält. Die Art und Weise, auf welche die Knorpelkapseln mit der Grundsubstanz verschmelzen, kann man in unserem Falle gut beobachten; die tieferen Partien des uns hier interessierenden

Knorpelgewebes lassen schon nichts anderes erkennen als die in einer gleichmässigen überall zusammenhängenden Grundsubstanz liegenden Knorpelzellen.

Da es sich nicht bezweifeln lässt, dass in den Knorpelkapseln Teile der zu den Zellen gehörenden Grundsubstanzterritorien abgegrenzt werden, erfährt dadurch unsere oben ausgesprochen Auffassung, nach der das Knorpelgewebe im Unterschied zu anderen ein Gewebe mit überall zusammenhängendem Exoplasma wäre wenigstens teilweise eine Beschränkung. Da die Knorpelkapseln eines grundsubstanzreichen Knorpels in der Regel nur die unmittelbare Nähe der Endoplasmazellen einnehmen, so ist jedenfalls diese Einschränkung (wenn man von den sog. Chondriuballen Mörners absieht) so gering, dass es sich eigentlich nicht einmal lohnt, von derselben zu sprechen; doch es kommen auf der anderen Seite auch solche Fälle vor, in denen den Knorpelkapseln eine grosse Rolle zukommt und wo man wieder kaum von einer Einheitlichkeit der Grundsubstanz sprechen kann; es ist das in erster Reihe das Knorpelgewebe der Cyklostomen, von dem dies gilt.

Durch die Untersuchungen, hauptsächlich von Schaffer (1896 b), an die sich diejenigen von uns (1897, 98) anschliessen, ist es bekannt geworden, dass die Grundsubstanz des sog. „gelben“ Knorpels des Kopfskelettes und der Wirbelsäule wie auch die des „grauen“ (des „blau sich färbenden“) Knorpels, wie er in der Schwanzflosse vorkommt, fast ausschliesslich aus dicht liegenden durch eine Kittsubstanz verklebten Knorpelkapseln zusammengesetzt ist. Nur der Knorpel des Kiemenskelettes, dessen Grundsubstanz einheitlich ist, stellt da eine Ausnahme vor (Schaffer 1896 b, 97), wenn auch hier die Kapseln stellenweise angedeutet sein können[1]).

[1]) Die Verhältnisse werden da jedenfalls nicht überall gleich klar; auf der Peripherie der gelben Knorpel lassen sich z. B. die Grenzen der Zellen in der Regel doch nicht erkennen, doch im allgemeinen behält das, was wir gesagt haben, seine Geltung. Nur einige Schwierigkeiten ergeben sich da: Wir

Alles das, was wir bisher betreffend dieses Knorpelgewebes gesagt haben, bezieht sich ausschliesslich auf das schon differenzierte Gewebe; nun muss man auch fragen, was eigentlich zu allem dem die Entwickelungsgeschichte des Knorpels sagt. Man wird gegen das, was wir oben betreffs der Knorpelkapsel der Cyklostomenknorpel und auch aller übrigen Knorpel gesagt haben, einwenden können, dass alle diese Bildungen, denen wir samt dem in ihnen enthaltenen Endoplasma die Bedeutung von ganzen Zellen oder von Teilen von solchen zuschreiben, eigentlich sekundäre Bildungen sind. Durch die Untersuchungen der Chondrogenese, die neuestens gerade bei Cyklostomen sorgfältig verfolgt wurde (Schaffer 1901 c), wurde ganz bestimmt nachgewiesen, dass die Kapselbildung erst später beginnt, die erste Grundsubstanz ist einheitlich und zeigt keine Differenzierung in einzelne Territorien. Trotzdem lässt sich unserer Ansicht nach alles dies gegen das, was von uns betreffs der morphologischen Bedeutung der Knorpelkapsel gesagt wurde, nicht anwenden; auch im Chordagewebe und im Epithelgewebe erscheinen zuerst einheitliche Scheidewände zwischen den Zellen und stellen uns auf eine Weise, die näher von uns besprochen wurde, die Anlage der späteren einzelnen Zellwände. In diesem Falle wird es doch niemanden einfallen, bezweifeln zu wollen, dass diese Zellwände wirklich den Zellen zugehören! Der Unterschied z. B. zwischen Knorpelgewebe, wie man es z. B. in der Schwanzflosse des Petromyzon findet und dem Chordagewebe, besteht einfach darin, dass im zweiten Falle zwischen den Zellen die Intercellularlücken auftreten, wodurch die den einzelnen Zellen zugehörenden Partien der früher einheitlichen Scheidewand den einzelnen Zellen zuwachsen, während im ersteren Falle die primäre einfache Inter-

---

haben oben gesagt, dass einzelne Zellen (Intercalarzellen) während der Entwickelung des Knorpels in dessen Grundsubstanz zu Grunde gehen, und dass ihre Substanz die Menge der Grundsubstanz vergrössert. Es sollte jetzt näher verfolgt werden, was eigentlich mit ihren Körpern geschieht; es scheint uns, dass es sich da doch nicht um einfache Verschmelzung handeln kann.

geteilt werden und weiter durch Apposition neuer Schichten cellularsubstanz in ihrem ursprünglichen Zustande, also ungeteilt bleibt, und die später sich bildenden Grundsubstanzmassen sich als den einzelnen Zellen zugehörenden Grundsubstanzpartien (primäre Knorpelkapseln) auf ihrer inneren Oberfläche ablagern. (Vergleiche unsere Textfig. 11 u. 12.)

Die im Knorpelgewebe bei der Bildung der einzelnen Knorpelkapseln wieder zum Vorschein gekommenen „Gesamtzellen" erinnern auffallend an die frei liegenden Zellen wie wir solche

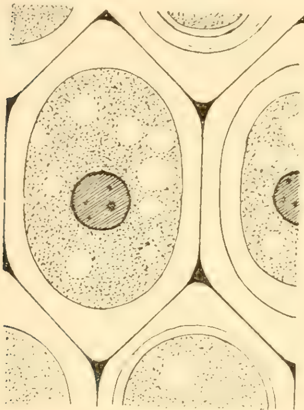


Fig. 11.

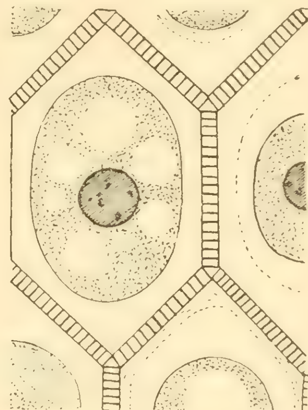


Fig. 12.

Figur 11 und 12.

Schematische Darstellungen der Verhältnisse des Exoplasmas im Knorpelgewebe (11), und im epidermoiden Chordagewebe (12).

oben beschrieben haben, natürlich unterscheiden sie sich von ihnen darin, dass, während sie nur die von einem gewissen Zeitpunkte an gebildete knorpelige Exoplasmamassen enthalten, die freiliegenden Knorpelzellen, alles Exoplasma, das die Zelle vom Anfange ihrer Umbildung zur Knorpelzelle gebildet hat, in ihrer „Knorpelkapsel" enthalten[1]).

[1]) Nicht überall sind die oben erwähnten Cyklostomenknorpel aus solchen Gesamtzellen zusammengesetzt, die gelben Knorpel des Kopfskeletts zeigen in erwachsenen Tieren z. B. auf ihrer Peripherie nur verhältnismässig kleine „Gesamtzellen" und grössere Massen von weiter nicht differenzierter Grund-

Die Zellen haben sogar ihre Fortsätze, wenn diese auch wegen Mangel an Raum nur ganz kurz sein können (vergl. Schaffer, 1901 c, Taf. VIII, Fig. 25a), und ihr Exoplasma ist ebenso, wie wir das in jenen Fällen gesehen haben, in den verschiedenen Partien der Zelloberfläche verschieden dick. Schaffer, der neuestens diese Verhältnisse sehr ausführlich beschreibt, meint, dass sich alles dies durch Ausscheidung der Grundsubstanz aus der Zelloberfläche erklären lässt, wobei sich diese, da sie plastisch ist, den räumlichen Verhältnissen anpassen muss. Auf die hier von uns angegebene Weise lassen sich die Bilder, denen man in den betreffenden Geweben begegnet, ohne Zweifel auf eine viel einfachere Weise erklären.

Jener Modus der Grundsubstanzbildung, den wir hier, sowie in allen den früheren Kapiteln der vorliegenden Arbeit vertreten haben, derjenige durch direkte Protoplasmaumbildung, spielt, wie es sich nicht bezweifeln lässt, überall bei der Bildung einer Knorpelgrundsubstanz in embryonaler Zeit die Hauptrolle, doch man wäre im Irrtum, wenn man annehmen wollte, dass er überhaupt der einzige ist, der sich bei der Grundsubstanzbildung beobachten lässt, gerade bei dem späteren Wachstum des Knorpelgewebes spielen die Ausscheidungsprozesse, durch welche gewisse Substanzen nach aussen von den Gesamtzellen ausgeschieden werden, eine nicht zu unterschätzende Rolle, obzwar wir nicht annehmen können, dass sie allein zur Bildung einer wirklichen Grundsubstanz führen könnten. Bevor wir auf die wirklichen Ausscheidungsprozesse eingehen können, wollen wir da auf einige

substanz. Den wahren Sachverhalt begreift man sofort, wenn man bedenkt, dass die Grundsubstanz, die man zwischen den peripheren Zellen sieht, die ehemals einheitliche fibrilläre, jetzt hyalinisierte Grundsubstanz des Perichondrium ist.

Eigentümlichkeiten aufmerksam machen, auf Erscheinungen, die sich sowohl auf die erste Weise, wie durch Ausscheidungsprozesse erklären lassen.

Bereits in unserer älteren Knorpelarbeit (1897, S. 624) haben wir darauf aufmerksam gemacht, dass bei Cyklostomen, hauptsächlich bei Petromyzon die Oberfläche der vereinzelt vorkommenden Knorpelzellen, wie solche in Perichondrien und in Vorknorpeln zu finden sind, weiter oft auch die ganze Oberfläche einzelner zusammenhängenden Knorpelkomplexe nicht glatt ist, sondern dass man an derselben ganz kleine Höckerchen, die in der Mehrzahl der Fälle etwa das Aussehen von erhärteten Tröpfchen haben, beobachten kann. Wir haben diese Zustände damals in der Fig. 3, Taf. XXXI der genannten Arbeit (1897) abgebildet. Dabei haben wir uns gedacht, dass es sich da um eine aus dem Inneren der Zellen austretende Substanz handelt, die in der Umgebung abgelagert wird, und dass deshalb der Vorgang, durch den die Knötchen entstehen, mit Sekretionsvorgängen in eine Reihe gestellt werden muss. Da wir damals die Knorpelkapseln überhaupt nicht als durch Umbildung des Protoplasmas wie jetzt, sondern durch Ausscheidung aus der Zelle entstanden dachten, schien es uns ganz leicht erklärlich, dass es sich da nur um ein weiteres Stadium des Prozesses handelt, bei dem die auf der Oberfläche der Zellen secernierte Grundsubstanz in Form von Tröpfchen (oder Fädchen) auch weiter von den Zellen gelangen und in der Umgebung verbreitet würde[1]).

Mit Hilfe einer starken Vergrösserung kann man sich vom Vorhandensein der gerade erwähnten Höckerchen oder Faserchen jederzeit überzeugen, ebenfalls kann man bei einer vorsichtigeren Untersuchung hie und da in der Umgebung solcher Zellen vereinzelte Bröckelchen finden, die man nicht anders als

[1]) In der betreffenden Abhandlung selbst waren diese Ansichten nicht deutlich genug ausgesprochen!

entweder von denselben abgetrennte Höckerchen oder als Tröpfchen aus ihnen ausgetretener Flüssigkeit auffassen kann (vergl. Taf. XLIII/XLIV, Fig. 27b, f, i). Die Sache lässt sich wirklich auf beide der da erwähnten Weise erklären. Entweder fallen von der Oberfläche der Zellen kleine Partikelchen ab und verbreiten sich in deren Umgebung: der Vorgang würde dann von weitem etwa an das Zerfallen der Ranvierschen Clasmatocyten erinnern, oder es wird da aus den Zellen eine Substanz ausgeschieden, die mit der Knorpelgrundsubstanz identisch ist. Diese Identität lässt sich nicht bezweifeln; wo wir mit Hämatoxylin blau sich färbende Knorpelzellen vor uns haben, da sind auch die Höckerchen und die isolierten freien Partikelchen blau färbbar, auf der Oberfläche und in der Umgebung der „gelben" Knorpel sind sie wieder „gelb", „metachondral". Auf diesen Umstand haben wir übrigens schon damals, als wir die Sache zum ersten Male beschrieben haben, aufmerksam gemacht (l. c. S. 627). Die Wahrscheinlichkeit des Vorhandenseins eines Sekretionsprozesses, durch den Knorpelgrundsubstanz im fertigen Zustande ausgeschieden wäre, ist da, wie wir sehen, gross und doch muss man sich die Sache anders vorstellen. Dieselben Substanzen, die im Exoplasma der Knorpelzellen, in ihren Knorpelkapseln aufgelagert werden, werden später, nachdem das Exoplasma genügend in die Dicke gewachsen ist, und schon kein Platz mehr für das Auflagern der betreffenden Substanzen in ihm vorhanden ist, sich nach aussen von der Zelle ausgiessen und sie verwandeln kleine Partieen der umgebenden kollagenen Bindegewebsmassen in eine wirkliche Knorpelsubstanz, die sich von der der Kapsel nicht unterscheidet; dies sind die von der Knorpeloberfläche abgetrennten oder mit ihr zusammenhängenden Knötchen oder die feinen Faserchen, durch welche die Oberfläche einiger Knorpel der Cyklostomen wie zerfasert erscheint.

Wie wir sahen ist der Fall, den wir gerade beschrieben haben, so günstig er auch zu sein scheint, nicht dazu genügend,

um das Vorkommen eines wirklichen Ausscheidungsprozesses bei Knorpelzellen vollkommen zu beweisen; auch hier lässt sich wie wir darauf hingewiesen haben, alles leicht durch einen Zerfall derselben erklären. Es kommen andere Fälle vor, in denen von dem Vorkommen eines Ausscheidungsprozesses nicht die geringsten Zweifel sein können.

Die Prozesse, von denen wir jetzt eine Erwähnung machen wollen, kommen wieder am schönsten in den Geweben der Cyklostomen, speziell des Petromyzon vor. Schon in unserer älteren Knorpelarbeit (1897, 626 ff.) haben wir darauf aufmerksam gemacht, dass manchmal in der Umgebung der mit Hämatoxylin blau sich färbenden Knorpel das Bindegewebe eine Färbbarkeit mit Hämatoxylin bekommt, und haben auf das Vorhandensein gewisser mit Hämatoxylin intensiv blau sich färbenden Fasern in der näheren und ferneren Umgebung der Knorpel und in knorpelbildenden Geweben aufmerksam gemacht. In einer späteren Arbeit (1897 d) haben wir diesen Erscheinungen von neuem die Aufmerksamkeit gewidmet, und haben besonders elastische und kollagene verknorpelte Fasern beschrieben, wie solche in gewissen Geweben der Cyklostomen vorkommen; daselbst sind wir auch auf die Verknorpelungsvorgänge in den Chordascheiden der Selachier näher eingegangen. Hier wollen wir von neuem diesem interessanten Thema einige Worte widmen.

Die einfachsten Beispiele der Ausscheidung einer flüssigen Knorpelsubstanz können wir da beobachten, wo die Perichondrien der Knorpel allmählich die charakteristische Hämatoxylinfärbbarkeit bekommen, wobei es sich gleichzeitig beobachten lässt, dass aus der Oberfläche des Knorpels feine Faserchen in das umgebende Bindegewebe ausgehen. Solche Fälle die wir von den oben erwähnten (dem Bilden der Höckerchen u. s. w.) unterscheiden müssen, waren schon uns bekannt, doch die erste Beschreibung und die Deutung dieser Verhältnisse stammt von Schäffer, der sie auch in seiner letzten Arbeit (1901 c) ab-

gebildet hat (Taf. VIII, Fig. 15. Vergl. auch seine Arbeit 1897). Es handelt sich in diesen Fällen um eine einfache Ausscheidung der Produkte des Knorpelgewebes nach aussen in die Perichondrien und um Aufsammlung derselben in den Lücken zwischen den Fibrillen des Bindegewebes, wodurch der Eindruck der Fasern bedingt wird, wie Schäffer (S. 137) meint oder um direkte Verknorpelung der Fibrillen, wie wir das eher annehmen würden. Die Ausbreitung der ausgeschiedenen Substanz beschränkt sich übrigens nur auf die nächste Nähe des Knorpelgewebes.

Eine weitere Stufe dieses Prozesses ist diejenige, in der ganze Bündel der Bindegewebsfibrillen von der ausgeschiedenen Substanz so durchtränkt werden, dass sie zur Grundsubstanz assimiliert werden, mit anderem Worte „verknorpeln". Durch diesen Prozess geschieht die gleichzeitig mit der Umbildung der Bindegewebezellen zu Knorpelzellen vor sich gehende Assimilation innerer Schichten des Perichondrium zur Knorpelgrundsubstanz. Es ist das dieselbe Weise, auf welche die sogleich speziell zu besprechende Verknorpelung der Chordascheiden geschieht.

Den schönsten Fall, an dem sich eben die Ausscheidung der Knorpelprodukte und die Assimilation eines Bindegewebes untersuchen lässt, stellt uns das gerade erwähnte fibröse Bindegewebe der Chordascheiden der niederen Wirbeltiere, und zwar speziell der Selachier vor. Auf die hier zu bemerkbaren Veränderungen wollen wir in den folgenden Zeilen aufmerksam machen. Wie überall, geht auch hier dem Ausscheidungsprozesse der Knorpelzellen meist die Bildung einer regelrechten Knorpelkapsel voraus; erst nachdem diese gebildet ist, scheiden sich die Knorpelsubstanzen [1]) nach aussen.

Es handelt sich da um die in die fibrösen Chordascheiden niederer Wirbeltiere, speziell der Selachier und Dipnoer ein-

[1]) Jedenfalls die Chondroitinschwefelsäure und Chondromukoid.

dringenden Chondroblasten, die sich später in Knorpelzellen umbilden und die ursprünglich zellenlose fibröse Scheide in einen fibrösen Knorpel, in einzelnen Fällen sogar in einen wirklichen hyalinen Knorpel, verwandeln können, an dem schon nicht die geringste Spur seines ehemaligen Ursprunges bemerkbar wird. Zu der Zeit ihres Eindringens in die Chordascheide, das noch in der Embryonalzeit geschieht, haben die Chondroblasten das Aussehen von nackten Zellen, die sich bewegen können und die wahrscheinlich eine nicht geringe Energie entwickeln müssen, damit sie durch die elastische Scheide der Chorda hindurch in die fibröse Scheide und in dieser vorwärts kommen können. Die Zellen bilden nun, an die Stelle ihrer Bestimmung angelangt, eine Knorpelkapsel um sich herum[1]). Die Zellen teilen sich und es entstehen auf diese Weise auch kleine Komplexe von Knorpelzellen, die sowie auch die vereinzelt liegenden Zellen durch die dicht liegenden kollagenen Fasern des fibrösen Gewebes voneinander getrennt sind. Diese Zellen erinnern bisher vollkommen an jene vereinzelt vorkommenden Knorpelzellen, wie wir sie oben beschrieben haben[2]); nur dadurch unterscheiden sie sich später von solchen, dass man bei ihnen bereits einige Spuren der Ausscheidung einer Substanz nach aussen aus ihren Körpern beobachten kann. Das aus kollagenen Fibrillen bestehende Bindegewebe der Chordascheide, in dem die Knorpelzellen wie in einer zu ihm gehörenden Grundsubstanz eingelagert sind, fängt sich in der unmittelbaren Umgebung der Zellen und zwischen ihnen mit Hämatoxylin mehr oder weniger intensiv zu färben an und zwar auf dieselbe Art wenn auch schwächer, wie die Knorpelkapseln. Während hier (Mustelus) nur in der Nähe

1) Wie es scheint, ist dies nicht ihre erste Hülle, es geht dieser früher eine acidophile Zellmembran voraus, die Zellen machen also ein Vorknorpelstadium durch.

2) Vergl. Taf. XLIII/XLIV, Fig. 38. Nach einem Präparate von Musculus vulgaris, bei welcher Form diese Zellen besonders gross und schön sind, gezeichnet

der Zellen die betreffende Reaktion bemerkbar wird, lässt sich anderswo entweder der grössere Teil oder endlich die ganze fibrillär differenzierte Substanz zwischen den Zellen intensiv blau farben.

Es lässt sich nicht bezweifeln, dass diese Veränderung des de norma acidophilen Bindegewebes, die wir gerade erwähnen, durch die Einwirkung der Knorpelzellen bedingt wird. Die Zellen scheiden diejenigen Substanzen, die sie schon auf der Oberfläche ihrer Körper zur Bildung von Knorpelkapseln nicht mehr anwenden können, nach aussen, und dieselben verursachen, indem sie die ganze Umgebung der Zellen durchtränken, die „Verknorpelung" des intercellularen Gewebes. Wir sehen hie und da, dass die Konturen der Kapseln nicht ganz scharf sind; es hat das etwa so ein Aussehen, als ob sich diese auf der Oberfläche auflösen würden. Gegen diese Erklärungsweise könnte man vielleicht solche Fälle anführen, in denen die ganze innere Partie der fibrösen Chordascheide, also ohne Rücksicht auf die Verteilung der Zellen, die eben erwähnte Hämatoxylinfärbbarkeit zeigt, während die äussere unverändert bleibt. Von unserem Standpunkte aus lässt sich diese jedenfalls etwas auffallende Sache etwa so erklären, dass die ausgeschiedene Substanzen gegen das Innere der Scheide zu sich konzentrierten und nur hier das fibröse Gewebe infiltrierten. Wenn auch die in dieser Beziehung da bestehenden Schwierigkeiten sich nicht verkennen und so leicht beseitigen lassen, so kann auf der anderen Seite von dem Vorhandensein eines Verknorpelungsprozesses in der fibrösen Chordascheide in einer ganzen Reihe von Fällen nicht der geringste Zweifel sein. Man kann nur da, wo es sich um eine einfache Durchtränkung des Gewebes, wie wir sie bisher besprochen haben, handelt, manchmal etwas im Unsicheren sein, nicht dagegen dort, wo man schon eine hyaline Grundsubstanz an der Stelle des fibrösen Gewebes der Scheide vorfindet, wo also die Verknorpelung derselben noch weiter fortgeschritten ist;

und eben von den ersteren zu diesen kann man alle Übergänge verfolgen. Man kann solche Partien des Gewebes finden, wo die fibröse Struktur zwischen den Zellen weniger deutlich ist und endlich solche, wo sie fast ganz verschwunden ist, worauf die intercellulare Substanz ein hyalines Aussehen bekommen hat, und sich stark und gleichmässig mit Hämatoxylin färben lässt. Sie hat jetzt vollkommen dasselbe Aussehen, wie die Grundsubstanz eines hyalinen Knorpels, die doch primär ist und zu den Zellen, zwischen denen sie sich befindet, als ihr Exoplasma zugehört. Die eben von uns erwähnte Veränderung der kollagenen fibrillären Substanz der Scheide, das letzte Stadium ihrer Verknorpelung ist also durch eine vollständige Durchtränkung derselben durch Chondromukoid und andere Knorpelsubstanzen und durch Maskierung ihrer ehemaligen fibrillären Struktur, oder um einen anderen der Hansenschen Ausdrücke zu wählen, durch Hyalinisierung der fibrillären Struktur zu erklären, zustande gekommen.

Dem zuletzt angeführten letzten Verknorpelungsstadium der fibrösen Chordascheide begegnen wir jedenfalls nur in verhältnismässig wenigen Fällen, meistens ist die Scheide nur stellenweise oder nur in der unmittelbaren Nähe der Zellen auf diese Weise verändert. Nur in einem der von uns untersuchten Fälle konnten wir beobachten, dass die ganze Chordascheide in ihrer ganzen Dicke auf die eben erwähnte Weise verändert war, so dass sie sich von den wirklichen primären Knorpeln der oberen und unteren Bogen, mit denen sie durch breite Lücken der durchbrochenen Elastica externa chordae zusammenhängt, überhaupt nicht unterscheiden liess. Schon in der vor einigen Jahren veröffentlichten kleineren Abhandlung (1897d) haben wir auf diesen Fall aufmerksam gemacht, doch war es uns damals nicht möglich eine nähere Beschreibung desselben zu geben; eine solche soll jetzt in den nächsten Zeilen folgen.

Es handelt sich um die Chordascheiden in dem peitschen-

förmigen Schwanzende von Chimaera monstrosa. Wir haben dieselben an einer grösseren Anzahl von Exemplaren der genannten Art, die wir uns teils in Neapel, teils in Bergen konserviert haben, untersucht und fanden immer, dass da die dicke ehemals fibröse Chordaschneide so verknörpelt und sich so verändert, dass sie mit den oberen und unteren Bogen zusammen wirklich ein einziges einheitliches Knorpelstück bildet, an dem sich nicht im mindesten bemerken lässt, dass seine Grundsubstanz und seine Zellen in einzelnen Partien eigentlich einen ganz verschiedenen Wert haben.

Noch in der vorderen Hälfte des Schwanzes hat die Chorda scheide eine fibröse Struktur und ein vollkommen normales Aussehen, wenn sie nicht schon überwiegend basophil ist. Gegen das Schwanzende nimmt die Verknorpelung immer mehr zu und zwar so, dass an der eigentlichen peitschenförmigen Partie des Schwanzes, an der Stelle der fibrösen Chordascheide ein hyaliner Knorpel vorhanden ist, in dem die Knorpelzellen kleine Gruppen bildend ziemlich weit voneinander liegen. (Vergl. Taf. XLIII/XLIV, Fig. 40, 41.)

Obzwar also, wie wir gerade gesehen, die Verknorpelung an der angegebenen Stelle einen sehr hohen Grad erreicht, haben wir doch allen Grund anzunehmen, dass auch dann, nachdem in der Chordascheide schon alles in Knorpel umgewandelt ist, die Knorpelsubstanzen noch weiter gebildet werden und da sie im Inneren der Scheide schon keinen Platz mehr finden, stellenweise auch aus dem Knorpelgewebe und zwar entweder nach aussen oder in das Innere der Chorda ausgeschieden werden.

Diese Erscheinung, der wir hauptsächlich an dem äussersten Ende der Chorda begegnen, ist jedenfalls sehr eigentümlich. Es ist wirklich schwer den enormen Zuwachs der Knorpelsubstanz allein auf die Wirkung der kleinen Knorpelzellen zurückführen und wir müssen annehmen, dass sich die betreffenden

Substanzen, die ursprünglich nur von den Zellen gebildet wurden, später, nachdem schon alles verknorpelt ist auch in der sekundären Knorpelgrundsubstanz bilden.

Unsere Fig. 42, Taf. XLIII/XLIV, stellt uns eine solche Partie vom äusseren Rande der Chordascheide vor, auf der wir deutliche Spuren der stattgefundenen Ausscheidung beobachten können. Wir können daselbst auch einige Knorpelzellen beobachten, die, wie man aus ihrer Lage schliessen kann, ebenfalls aus der Chordascheide ausgetreten sind. Dass hier an den Stellen, wo die Elastica durchbrochen ist, auch die Produkte des Knorpels nach aussen treten, kann man aus der Basophilie des der Chorda unmittelbar anliegenden Bindegewebes in der ganzen Umgebung solcher Stellen schliessen. Wo die Chorda noch von der unversehrten Elastica bedeckt ist, kann natürlich eine Ausscheidung nicht so leicht stattfinden, doch wir können da beobachten, dass da die im Knorpel sich bildenden Substanzen unter einem grossen Drucke stehen, die Elastica chordae wird da stellenweise emporgehoben und sie bildet charakteristische, aus den Konturen der Chorda mehr oder weniger ausweichende Beulen. Es scheint, dass manchmal auf der Oberfläche dieser Emporhebungen doch etwas Chondromukoid durch die sie bedeckende Elastica heraustritt, man kann darauf aus der deutlich bemerkbaren Basophilie des jene Beulen unmittelbar umgebenden Bindegewebes schliessen.

Eine bedeutend grössere Rolle als das Auftreten der Knorpelsubstanzen auf der äusseren Oberfläche der Chorda spielt das Eindringen derselben in das Innere des Chordagewebes und die Durchtränkung desselben[1]). Auf diese eigentümliche Weise kann das ganze Innere der Chorda durch eine Substanz gefüllt werden, die, wenn sie ihr auch nicht gleichgestellt zu werden darf auffallend der Grundsubstanz eines gewöhnlichen Hyalin-

[1]) Wir haben schon seinerzeit (1897 d) auf diesen Prozess aufmerksam gemacht.

knorpels ähnelt und in die in gewissen Fällen sogar sekundär von aussen einzelne Zellen eindringen können, so dass dadurch am Ende ein Gewebe entstehen kann, dass an einem primären Hyalinknorpel erinnert. Das eigentliche Schwanzende der Wirbelsäure bei Chimaera scheint infolge der gerade erwähnten Ausfüllung mittelst Knorpelsubstanz bei einigen Exemplaren einen vollkommen kompakten Knorpelstab vorzustellen. Die Substanz eines solchen hat also dreierlei Ursprung. Neben dem primären Knorpel der oberen und unteren Bogen kommt da das in Hyalinknorpel umgewandelte Gewebe der fibrösen Scheide und endlich das knorpelähnliche durch Ausscheidung entstandene Gewebe im Inneren der Chorda.

Den eigentlichen Vorgang der Verknorpelung des Inneren der Chorda können wir auf die Weise am besten verfolgen, wenn wir die nacheinander folgenden Querschnitte durch das Schwanzende von vorn angefangen untersuchen.

Vorne, wie überhaupt sonst im ganzen Verlaufe der Chorda sind die Vakuolen des Chordagewebes noch leer. Sie waren im Leben von einer klaren Flüssigkeit angefüllt, von der sich in den Präparaten schon keine Spur erhalten hat. Die Zellen sind meistens schon atrophiert, und von dem ganzen Gewebe erhalten sich also nur die geschrumpften, dünnen, stark lichtbrechenden Exoplasmaschichten, an denen sich die Kerne kaum nachweisen lassen. Das ganze Chordagewebe stellt da schon nur eine passiv sich verhaltende Füllung des Inneren der Chorda dar. Etwas näher dem Ende der Chorda können wir beobachten, dass einzelne der an der Peripherie sich befindenden Zellen, die unmittelbar an das ebenfalls atrophierte Chordaepithel anliegen, durch eine Substanz ausgefüllt sind, die sich durch Hämatoxylin intensiv und zwar auf fast dieselbe Art wie die Grundsubstanz der verknorpelten fibrösen Chordascheide färben lässt. (Vergl. Taf. XLIII/XLIV, Fig. 41). Die Substanz, um die

se sich da handelt, hat an den Präparaten manchmal[1]) so ein Aussehen, dass man meinen könnte, es handle sich um eine koagulierte, ehemals etwa halbflüssige Substanz; meistens bemerkt man an ihr jedoch überhaupt keine auffallenderen Spuren einer Koagulation. Die betreffende Substanz ist in solchen Fällen homogen und man muss annehmen, dass die während des Lebens wenn auch nicht so wie eine Knorpelgrundsubstanz so doch ziemlich hart war. Den eigentlichen Charakter dieser Substanz wird man jedenfalls an lebenden Objekten erkennen müssen und wir bedauern deshalb, dass wir dazu nicht die Gelegenheit gehabt haben.

Während es sich in den vorderen Partien der Chorda nur um einige wenige auf diese Weise ausgefüllten Zellen handelte, nimmt die Anzahl solcher kaudalwärts immer mehr und mehr zu, und im eigentlichen Schwanzende ist das Chordagewebe schon vollkommen von der betreffenden Substanz durchtränkt. (Taf. XLIII XLIV, Fig. 40). Auch hier erhalten sich immer noch die Grenzen der ehemaligen Zellen ganz deutlich, sie werden von den Knorpelsubstanzen, denn um diese handelt es sich ohne Zweifel, nicht „maskiert", ihre Substanz verändert sich nicht, sondern sie zeichnet sich, da sie die Farbstoffe schon überhaupt nicht anzunehmen fähig ist, an den Präparaten durch ihre natürliche gelbe Farbe und ihr starkes Lichtbrechungsvermögen auffallend aus. Die Zellwände sind auf diese Weise zwischen den mit Hämatoxylin stark blau sich färbenden Massen der ausgeschiedenen Snbstanz sehr auffallend. Aus ihrem ganzen Aussehen und allen ihren Eigenschaften kann man schliessen, dass die Zellen denen sie ehemals zugehört haben, schon vollkommen atrophiert sind. Von ihren Kernen ist schon keine Spur mehr vorhanden. Auch die Chordaepithelzellen hat das gleiche Schicksal getroffen, auch sie sind schon längst verschwunden, ohne eine Spur zu hinterlassen.

[1]) So in den vorderen Partien der Chorda.

Bei Chimaera, die wir da immer im Sinne haben, ist in der Schwanzpartie der Chorda die erwähnte Atrophie des Chordagewebes und die Durchtränkung desselben durch die ausgeschiedenen anfangs sicher nur flüssigen Massen, wie wir gesehen haben, vollständig. Anderswo, wo man den letzteren Prozess beobachten kann, und dies ist, soweit unsere Erfahrungen reichen, fast überall bei den Selachiern der Fall, finden wir nur einige, meistens die an der Peripherie des Chordagewebes befindlichen Zellen entweder einzeln oder in ganzen Komplexen auf die beschrieben Weise verändert, während das übrige Gewebe nur Spuren einer einfachen Atrophie zeigt [1]).

Alles das, was wir bisher über die Veränderungen, denen wir in gewissen Fällen im atrophierenden Chordagewebe begegnen, angeführt haben, genügt unserer Ansicht nach zu dem Beweise, dass das Knorpelgewebe der Scheide auch nach innen bestimmte Substanzen anszuscheiden fähig ist [2]), es lässt sich wenigstens nicht annehmen dass die betreffende Substanz im atrophierenden Chordagewebe seinen Ursprung nehmen könnte.

Da wir nun einmal bei der Schilderung der Verhältnisse in dem peitschenförmigen Schwanzende von Chimaera sind, so wollen wir auch auf einen weiteren Prozess, der sich da in dem schon vollkommen verknorpelten Innern der Chorda unter Umständen abspielen kann, eingehen. Das was wir jetzt anführen werden, ist es uns jedenfalls nur an einem einzigen der vielen von uns untersuchten Exemplare von Chimaera zu finden gelungen,

1) Es kann nur noch die Frage aufkommen, welche Bedeutung man eigentlich dieser nachträglichen Verknorpelung des Chordagewebes zuschreiben sollte. Eine Antwort auf diese Frage ist schwer; nur was das peitschenförmige Schwanzende der Chimaera betrifft, können wir die Vermutung aussprechen, dass es sich darum handelt, dass diese Körperpartie eine festere Achse bekomme, als sie in der hohlen Chorda haben könnte.

2) Soviel es uns aus der Reaktion der ausgeschiedenen Substanz schliessen lässt, wird diese hauptächlich etwa die für das Knorpelgewebe charakteristische Substanzen nicht dagegen Kollagen enthalten.

doch trotzdem verdient es eine Erwähnung. Es handelte sich in unserem Falle darum, dass das gegen das eigentliche Schwanzende zu das ohnehin schon vollständig atrophierte Chordagewebe, das stark von den aus Knorpel ausgeschiedenen Substanzen durchtränkt ist, fast vollständig schwindet, so dass sich nach ihm nur geringe Spuren in einer sonst vollkommen einheitlichen das Innere der Chorda ausfüllenden hyalinen Substanz nachweisen lassen. Auf welche Weise es schwindet, können wir nicht angeben und ist es hier endlich für uns nebensächlich, doch scheint es uns ausgeschlossen zu sein, dass es nur hyalinisiert wäre. In die hyaline nach dem Schwunde des Chordagewebes einheitliche Substanz wandern nun aus dem Knorpel der Chordascheide einzelne Zellen hinein, von denen sich dann viele, besonders jene, die an der Oberfläche liegen bleiben, mit deutlichen intensiver färbbaren Knorpelkapseln umgeben. Das durch das Einwandern der Knorpelzellen in die ausgeschiedene hyaline Substanz des Chordainneren resultierende Gewebe erinnert auffallend an einen Hyalinknorpel (Taf. XLIII/IV, Fig. 43). Wir hätten hier in der That, wenn wir auf den Knorpel der Chordascheide und den der Wirbelsäule Rücksicht nehmen, ein tertiäres Knorpelgewebe vor uns, und zwar ein solches, in dem im Unterschiede zu allen übrigen die Grundsubstanz ausschliesslich einem Ausscheidungsprozesse ihre Entstehung verdanken würde.

In allen den einzelnen Kapiteln der vorliegenden Arbeit haben wir darauf Nachdruck gelegt, dass die Intercellularscheidewände, die Zellmembranen und die Grundsubstanzen zur Grundlage eigentlich das mehr oder weniger modifizierte Protoplasma haben und für Exoplasmabildungen zu halten sind. Auf Grundlage vieler Beispiele haben wir versucht eine solche Deutung nachzuweisen. Wenn wir jetzt am Ende dieses Kapitels eine Reihe von Fällen anführen, in denen man wirklich Sekretionserscheinungen begegnen kann, so könnte es scheinen, dass dies entweder direkt gegen das, was wir früher betreffend der Grund-

substanzbildung angeführt haben, spricht, oder dafür dass beide Arten der Grundsubstanzbildung, diejenige durch Protoplasmaumbildung und die durch Ausscheidung nebeneinander vorkommen können. Die ersteren der von uns angeführten Fälle sprechen, wenn man alle Umstände erwägt, nicht im mindesten gegen die von uns über die Bedeutung der Grundsubstanzen ausgesprochenen Ansichten; überall wo wir uns auch Ausscheidungsprozessen begegnen, so handelt es sich um die Ausscheidung einer Substanz in eine schon bestehende und jedenfalls auf die von uns angegebene Weise entstandene Grundsubstanz, die keinen anderen Zweck hat als die Zusammensetzung dieser letzteren zu verändern, sie fester zu machen. Um die eigentliche Grundsubstanzbildung handelt es sich dabei nicht. Dies gilt von der von uns besprochenen Hyalinisierung der Perichondrien und des fibrösen Gewebes der Chordascheiden. Nur der zuletzt von uns angeführte Fall scheint dafür zu sprechen, dass in gewissen Fällen die Grundsubstanz eines Gewebes doch durch Ausscheidung entstanden sein kann. Wir sind vollkommen davon überzeugt, dass sich auch dieser dadurch mit dem, was wir in den anderen Fällen gesehen haben, gut in Übereinstimmung bringen lässt, wenn man die Ausscheidung, der man da begegnet mit dem Ausscheiden und Verdichten einer Intercellularflüssigkeit (resp. Substanz), wie man sie doch immer für eine Reihe von Schleimgeweben annehmen muss, vergleicht. Die hyaline Substanz, die im Inneren des Chordagewebes abgelagert wird, und in die Zellen einwandern können ist daher keine wirkliche Grundsubstanz, das Gewebe, das da entsteht, kein wirkliches Grundsubstanzgewebe, sondern eine Art von Schleimgewebe.

Brünn, Ende Juli 1902.

Litteraturverzeichnis.

1. v. Bambeke (1897), A propos de la delimitation cellulaire. Bull. de la soc. belge de micr. (War uns nicht zugänglich.)
2. Beale (1862). Die Struktur der einfachen Gewebe des menschlichen Körpers. Übersetzt von J. V. Carus, Leipzig, Engelmann 1862.
3. Bizzozero (1871). Sulla struttura degli epiteli pavimentosi. Rendiconti del reale Istituto Lombardo. Ser. II. Vol. II. Fasc. XVI. (Referat von Boll in Centralblatt f. med. Wissenschaften. 1871.
4. Cornil et Ranvier (1901). Manuel d'histologie pathologique. 3 édition. Tome I. Paris, Alcan 1901.
5. Czermak (1896). Ernährungswege einer epithelialen Zelle. Anatom. Anzeiger, Bd. XI.
6. Ebner (1896). Über die Wirbel der Knochenfische und die Chorda dorsalis der Fische und Amphibien. Sitzb. d. Akad. d. Wissensch. in Wien. Math.-naturw. Cl. Bd. CV, Abt. III.
7. — (1896 b). Die Chorda dorsalis der niederen Fische und die Entwickelung des fibrillären Bindegewebes. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXII.
8. Flemming (1893). Über den Inhalt der Intercellularlücken in geschichteten Epithelien. Mitt. d. Ver. Schleswig-Holst. Ärzte, Heft 10, 1893.
9. — (1895). Über die Intercellularlücken des Epithels und ihren Inhalt. Anatom. Hefte. Bd. VI.
10. — (1897). Über die Entwickelung der collagenen Bindegewebsfibrillen bei Amphibien und Säugetieren. Archiv f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. 1897.
11. — (1902). Die Histogenese der Stützsubstanzen der Bindesubstanzgruppe. In O. Hertwigs Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwickelungslehre. 4. und 5. Lief.
12. Foa (1899). Über die feinere Struktur der geschichteten Pflasterepithelien. Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. LV.
13. Gardner (1897). Zur Frage über die Genese des elastischen Gewebes. Biolog. Centralblatt XVII.
14. Hammar (1897). Über eine allgemein vorkommende primäre Protoplasmaverbindung zwischen den Blastomeren. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXXXIX.

15. Hansen, F. C. C. (1899). Über die Genese einiger Bindegewebsgrundsubstanzen. Anat. Anzeiger, Bd. XVI.
16. — (1900). Undersogelser over Bindevaevsgruppen. I. Del hyaline Bruskgrundsubstans. Kobenhavn, Prior, 1900. (Referat von Schaffer im Jahresber. üb. d. Fortschr. d. Anat. u. Entwg. Bd. VI, T. I, 1902, S. 170).
17. Hasse (1879). Über den Bau und die Entwickelung des hyalinen Knorpels bei den Elasmobranchiern. Zool. Anzeiger. 1879.
18. — (1879 b). Das natürliche System der Elasmobranchier. Jena 1879—82.
19. Heidenhain, M. (1899). Beiträge zur Aufklärung des wahren Wesens der faserförmigen Differenzierungen. Anat. Anzeiger, Bd. XVI.
20. — (1900). Über die Centralkapseln und Pseudochromosomen. Nebst einem Anhang: Orientierungstabelle über die wabigen, fädigen und membranösen Differenzierungen des Zellkörpers. Anatom. Anzeiger, Bd. XVIII.
21. Heitzmann (1873). Das Verhältnis zwischen Protoplasma und Grundsubstanz im Tierkörper. Sitzungsber. d. Akad. Wien. Abt. III, Bd. LXVII.
22. Ide, Manille (1888). La membrane des cellules du corps muqueux de Malpighi. La Cellule, Tome IV.
23. — (1889). Nouvelles observations sur les cellules épithelialés. La Cellule, T. V.
24. Joseph (1902). Untersuchungen über die Stützsubstanzen des Nervensystems. Arbeiten der zoolog. Institute in Wien. Bd. XIII.
25. Klaatsch (1893). Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule. I. Über den Urzustand der Wirbelsäule. Morph. Jahrbuch, Bd. XIX.
26. — (1898). Die Intercellularstrukturen an der Keimblase des Amphioxus. Sitzungsber. d. K. Preuss. Akad. d. Wiss. zu Berlin.
27. Koelliker (1889). Handbuch der Gewebelehre des Menschen. Sechste Auflage, Bd. I. Leipzig, Engelmann 1889.
28. Koeppen (1901). Über Epithelien mit netzförmig angeordneten Zellen. Zoolog. Jahrb., Abt. f. Ontogenie, 1901.
29. Kromayer (1892). Die Protoplasmafaserung der Epithelzelle. Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. XXXIX.
30. — (1895). In „Dermatologische Zeitschrift" Bd. II. Nach Rabl (Merkel-Bonnets Ergebnisse d. Anat. u. Entwg., Bd. VII, S. 348) citiert.
31. — (1899). Die Parenchymhaut und ihre Erkrankungen. Archiv für Entwickelungsmechanik. Bd. VIII.
32. Lehmann (1864). Über den Knorpel in der Achillessehne des Frosches Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XIV.
33. Leydig (1885). Zelle und Gewebe, Bonn, Strauss 1885.
34. Loisel (1893). Les cartilages linguaux des mollusques, structure et développement histogénique. Journal de l'Anat. et Physiol. 1893.
35. — (1897). Formation et évolution des éléments du tissu élastique. Journal de l'Anat. et de physiol. 1897.
36. Mack, H. v. (1902). Das Centralnervensystem von Sipunculus nudus L. Mit besonderer Berücksichtigung des Stützgewebes. Arbeiten aus den zool. Instituten in Wien. Bd. XIII.

37. Merkel (1895). Zur Histogenese des Bindegewebes. Verhandl. d. Anat. Ges. auf der IX. Versammlung in Basel 1895.
38. Pfitzner (1880). Die Epidermis der Amphibien. Morpholog. Jahrbuch, Bd. VI.
39. Pollard (1895). The oral Cirri of Siluroids and the Origin of the Head in Vertebrates. Zoolog. Jahrbücher, Abt. f. Ontog. Bd. VIII.
40. Rabl (1896). Untersuchungen über die menschliche Oberhaut. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XLVIII.
41. Ranvier (1879). Nouvelles recherches sur le mode d'union des cellules du corps muqueux de Malpighi. Compt. Rend. Ac. Sc. Paris, T. 89.
42. — (1882). Sur la structure des cellules du corps muqueux de Malpighi. Compt. rend. ac. sc. Paris. T. 95.
43. — (1888). Technisches Lehrbuch der Histologie. Übersetzt von Nicati und Vyss. Leipzig, Vogel 1888.
44. Reinke (1894). Zellstudien. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XLIII.
45. Renaut (1872). Recherches sur la transformation vésiculeuse des éléments cellulaires des tendons. Archiv de Physiologie 1872.
46. — (1885). Sur les fibres unitives des cellules du corps muqueux de Malpighi. Compt. rend. de l'Assoc. franc. pour. adv. des sciences. 1885.
47. — (1886). Tissu épitélial. Dictionnaire encyclopédique des sciences médicales. Paris.
48. — (1893). Traité d'histologie pratique. Tome I. Paris, Rueff & Co. 1893.
49. Retterer (1899). Structure et évolution du cartilage transitoire. Compt. rend. soc. de biol. Paris 1899.
50. — (1899 b). Les voies d'absorption du cartilage. Compt. rend. soc. de biol. Paris 1899.
51. — (1900). Évolution du cartilage transitoire. Journal de l'Anat. et de physiol. Année XXXVI.
52. Retzius (1881). Einige Beiträge zur Histologie und Histochemie der Chorda dorsalis. Arch. f. Anat. u. Physiol.
53. Rollet (1871). Vom Knorpelgewebe. In Stricker, Handbuch der Lehre von den Geweben. Leipzig, Engelmann, 1871, Bd. I.
54. Schaffer (1896). Über einen neuen Befund von Centrosomen in Ganglien- und Knorpelzellen. Sitzb. d. Akad. d. Wiss. in Wien. Math.-nat. Cl. Bd. CV. Abt. III.
55. — (1896 b). Über das knorpelige Skelett von Ammocoetes branchialis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXI.
56. — (1897). Bemerkungen über die Histologie und Histogenese des Knorpels der Cyklostomen. Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. L.
57. — (1901). Der feinere Bau und die Entwickelung des Schwanzflossenknorpels von Petromyzon und Ammocötes. Anat. Anzeiger, Bd. XIX.
58. — (1901 b) Grundsubstanz, Intercellularsubstanz und Kittsubstanz. Anat. Anzeiger, Bd. XIX.
59. — (1901 c). Über den feineren Bau und die Entwickelung des Knorpelgewebes und der verwandten Formen der Stützsubstanz. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXX.

60. Schuberg (1891). Über Zusammenhang von Epithel und Bindegewebszellen. Sitzb. d. phys. med. Ges. zu Würzburg. (Vergleiche auch daselbst 1893.)
61. Schultze, M. (1864). Die Stachel und Riffzellen der tieferen Schichten der Epidermis. Virchows Arch. Bd. XXX.
62. Schulze, F. E. (1896). Zellmembran, Pellicula, Cuticula und Crusta. Verhandl. d. Anat. Gesellsch. auf der X. Versammlung in Berlin, 1896.
63. Schulze, F. E., (1896 b). Über die Verbindung der Epithelzellen untereinander. Sitzungsberichte der Akad. d. Wissensch. in Berlin, 1896.
64. Schwann (1839). Mikroskopische Untersuchungen über die Übereinstimmung in der Struktur und dem Wachstum der Pflanzen und der Tiere. Berlin 1839.
65. Solger (1893). Über Rückbildungserscheinungen im Gewebe des hyalinen Knorpels. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLII.
66. Spuler (1896). Beiträge zur Histologie und Histogenese der Binde- und Stützsubstanzen. Anat. Hefte, Abt. I. Bd. VII.
67. (1899). Beitrag zur Histiogenese des Mesenchyms. Verhandl. der Anat. Gesellsch. auf der XIII. Versammlung in Tübingen 1899.
68. Stadelmann (1878). Die Histologie des „Pseudoknorpels“ in der Achillessehne des Frosches. Virchows Archiv f. pathol. Anat.
69. Strassburger (1901). Über Plasmaverbindungen pflanzlicher Zellen. Jahrbücher f. wiss. Botanik. Bd. XXXVI.
70. Strasser (1879). Zur Entwickelung des Extremitätenknorpels bei Salamandern und Tritonen. Morph. Jahrbuch, Bd. V.
71. Studnička (1897). Über die Histologie und Histogenese des Knorpels der Cyklostomen. Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. XXXXVIII.
72. — (1897 b). Über das Vorhandensein von intercellulären Verbindungen im Chordagewebe. Zoolog. Anzeiger, Jg. 1897.
73. — (1897 c). Über das Gewebe der Chorda dorsalis und den sog. Chordaknorpel. Sitzungsber. d. Kgl. Ges. d. Wissensch. in Prag. Math.-naturw. Cl. 1897.
74. — (1897 d). Über verknorpelte Fasern im Bindegewebe einiger Tiere. Ibidem, 1897.
75. — (1898). Weitere Bemerkungen über das Knorpelgewebe der Cyclostomen. Archiv f. mikr. Anat. Bd. LI.
76. — (1898 b). Über die intercellulären Verbindungen, den sog. Cuticularsaum und den Flimmerbesatz der Zellen. Sitzungsber. d. Ges. d. Wiss. in Prag 1898.
77. — (1899). Über einige Modifikationen des Epithelgewebes. Ibidem, Jg. 1899.
78. — (1902). Über Stachelzellen und sternförmige Zellen in Epithelien. Ibidem, Jg. 1902.
79. Waldeyer (1901). Kittsubstanz und Grundsubstanz, Epithel und Endothel. Archiv f. mikr. Anat. Bd. LVI.

Erklärung der Abbildungen.

[Alle Abbildungen wurden mit Hülfe einer Abbé'schen Camera lucida und bei der Benutzung der unten angegebenen Objektive und Okulare gezeichnet.]

Tafel XXXV/XXXVI.

Fig. 1. Aus der Bauchflosse eines Embryo von Lophius piscatorius. Mesenchymzellen, die sich wie zur Knorpelanlage zu ordnen anfangen. Fixierung: Sublimat. Färbung: Eisenhämatoxylin. Vergrösserung: Zeiss homog. Imm. 1/12, Ok. 4. Tub. 190 mm.

Fig. 2. Ein Längsschnitt durch die Brustflosse eines Embryo von Lophius [1]. In der Mitte befindet sich die Anlage des knorpeligen Extremitätenskeletts. An der Peripherie des Mesenchyms unterhalb des durch einfache Konturen dargestellten Ektoderms ordnen sich die myoblastischen Zellen zur ersten Anlage der Extremitätenmuskulatur. Fixierung: Sublimat. Färbung: Mucikarmin. Vergrösserung: Zeiss homog. Imm. 1/12, Oc. 4.

Fig. 3. Die Knorpelanlage im Mesenchym auf der Rückenseite des Embryo von Lophius. Von jener Stelle, wo der Stützknorpel des ersten Flossenstrahlen der Rückenflosse entstehen soll. In der Mitte die Knorpelanlage, gerade vor der Entstehung des Vorknorpelstadiums; oben dicht liegende Zellen, aus denen sich später die Muskulatur herausdifferenziert. Fixierung: Sublimat. Färbung: Eisenhämatoxylin. Vergrösserung wie bei der vorangehenden Figur.

Fig. 4. Die proximale Partie der jungen Skelettanlage aus der Brustflosse eines Embryo von Lophius. Oben in der Mitte die aus einer einzigen Schicht von Zellen, Knorpelzellen, bestehende Anlage des eigentlichen Extremitäten-

---

[1]) Die Grösse der Embryonen geben wir da nicht an; wem die Entwickelungsgeschichte der Teleostier einigermassen bekannt ist, wird schon erkennen, um welches Stadium es sich da etwa handelt.

knorpel, (quer zu ihrer Oberfläche durch den Schnitt getroffen) unten die zu der Zeit noch auf dem Stadium eines Vorknorpels verbleibende Anlage des Basipterygium. Seitlich davon das noch unveränderte Mesenchym, das künftige Bindegewebe, auf das auf beiden Seiten die Muskulatur der Extremität folgt. Fixierung: Kleinenbergsche Flüssigkeit. Färbung: Hämatoxylin nach Delafield. Vergrösserung: Zeiss homog. Imm. 1/12, Ok. 4.

Fig. 5. Ein Übergang des Mesenchymgewebes in das Knorpelgewebe des Craniums eines älteren Embryo (etwa 4 cm lang) von Spinax niger. Aus der seitlichen Partie des Craniums. Oben in der Abbildung sieht man die Mesenchymzellen oder eigentlich schon junge Bindegewebszellen mit in ihren Körpern herausdifferenzierten Fibrillen. Im Knorpel selbst sieht man die rings herum um die einzelnen Kerne des Knorpels differenzierte und scharfe Grenzen bekommende Endoplasmazellen, die eigentlichen Knorpelzellen. Fixierung: Sublimat-Eisessig. Färbung: Eisenhämatoxylin. Vergrösserung: Zeiss homog. Imm. 1/12, Ok. 4. Tub. long.

Fig. 6. Ein ähnlicher Übergang des Mesenchyms in einen Knorpel, den gerade in der Bildung begriffenen parachordalen Knorpel der Schädelbasis von Torpedo ocellata (Embryo 12 mm lang). Fixierung: Sublimat. Färbung: Hämatoxylin nach Delafield und Orange G. Vergrösserung wie voran. Tubus 160 mm.

Tafel XXXVII/XXXVIII.

Fig. 7. Ein eben ausgebildeter Knorpel aus dem Kopfe eines Embryo von Lophius. Zwischen den gewöhnlichen hellen Knorpelzellen zahlreiche dunkle „Intercalarzellen“. Fixierung: Liq. Kleinenberg. Färbung: Eisenhämatoxylin. Vergrösserung: Zeiss homog. Imm. 1/12, Ok. 4. Tub. 180.

Fig. 8. Eine Partie des Vorknorpelgewebes aus der Achillessehne eines ganz jungen Frosches (Rana). Fixierung: Sublimat. Färbung: Eisenhämatoxylin. Vergrösserung wie oben.

Fig. 9. Die Grenze zwischen Knorpel und Vorknorpelgewebe aus dem Kopfskelette von Carassius auratus. Vorknorpelpartie aus dem vorderen Ende des Kopfes. Unten eine scharfe Grenze, oben ein allmählicher Übergang zwischen beiden Geweben. Fixierung: Sublimat. Färbung: Delafields Hämatoxylin-Säurefuchsin. Vergrösserung wie oben.

Fig. 10. Eine Partie eines Vorknorpelgewebes von Cobitis. Vorknorpel, der sich bei erwachsenen Exemplaren lateral vom Geruchsorgan befindet Zwischen den grossen Vorknorpelzellen befinden sich stellenweise die dunklen Intercalarzellen und grössere Züge von kollagenen Fasern. Oben Lücken nach Fett. Fixierung: Sublimat Färbung: Eisenhämatoxylin. Vergrösserung wie oben.

Fig. 11. Eine Partie des unterhalb der Tentakel eines ganz jungen Exemplares von Cobitis fossilis befindlichen Vorknorpelgewebes (Tentakularvorknorpel). Zwischen den Vorknorpelzellen zahlreiche drehrunde Bündel von kollagenen Fasern. Oben in der Abbildung sieht man den allmählichen Übergang in die bindegewebige Kapsel (das Perichondrium) des Gewebes. Durch Versehen

wurden in der Abbildung die Bindegewebsbündel des Vorknorpelgewebes schwarz und diejenigen des Perichondriums grau gefärbt! Fixierung: Sublimat. Färbung: Hämatoxylin nach Delafield. Vergrösserung wie oben.

Fig. 12. Eine Partie aus demselben Gewebe. Die kollagenen Bündel teilweise im Innern der Zellkörper. Fixierung, Färbung wie oben. Vergrösserung: Zeiss homog. Imm. 1/12, Ok. 5.

Fig. 13. Eine Partie aus einem Querschnitte durch das Ligamentum dorsale superius von Anguilla fluviatilis. Zwischen den grossen an Vorknorpelzellen erinnernden Zellen des Gewebes massenhaft elastische Fasern. Fixierung: Sublimat. Färbung: Hämatoxylin nach Delafield. Vergrösserung: Zeiss homog. Imm. 1/12, Ok. 5.

Fig. 14. Einige Zellen aus demselben Gewebe bei einer noch stärkeren Vergrösserung schematisch dargestellt, damit die Lage der elastischen Fasern zwischen den einzelnen Zellen, die in der früheren Abbildung nicht erkennbar ist, deutlich sei.

Fig. 15. Ein Längsschnitt durch die kaudale Partie der Chorda dorsalis eines jungen (etwa 4 mm langen) Embryo von Lophius. Die Chorda hat hier noch die ursprüngliche Struktur behalten und besteht aus dicht liegenden durch einfache Scheidewände getrennten Zellen. Nur einzelne Zellen enthalten Vakuolen in ihrem Innern. Fixierung: Flemmingsche Lösung, Färbung: Hämatoxylin nach Delafield. Vergrösserung: Zeiss homog. Imm. 1/12, 190 mm.

Tafel XXXIX/XL.

Fig. 16. Untereinander verbundene Endoplasmazellen aus dem Knorpelgewebe eines 4 cm langen Embryo von Spinax niger. Knorpel aus der Gehörkapsel. Fixierung: Acid. picronitric. Färbung: Eisenhämatoxylin, mit van Giessonscher Lösung nachgefärbt. Vergrösserung: Zeiss homog. Imm. Ok. 4. Tub. 1/12, Ok. 4. Tub. 180 mm.

Fig. 17. Einige Zellen aus der Chorda dorsalis von Lebias sp. (aus der vordersten Partie der Chorda). Fixierung: Sublimat-Eisessig. Färbung: Eisenhämatoxylin. Vergrösserung: Zeiss homog. Imm. 1/12, Ok. 5. Tub. 190 mm.

Fig. 18. Eine Partie aus dem Chordagewebe von Belone acus. Partien von aneinander grenzenden vier Chordazellen. Die Faserungen im Exoplasma der Zellen sind sehr gut entwickelt und kommen teilweise auch im Endoplasma vor, dessen Grenze gegen das Exoplasma hier ausnahmsweise nicht scharf ist. Die Punktierung etwa in der Mitte der Abbildung entspricht einer Stelle, an der der Schnitt gerade die Schichte der Intercellularverbindungen resp. deren „Zwischenkörperchen" getroffen hat. Fixierung: Sublimat-Eisessig. Färbung: Hämalaun und Säurefuchsin. Vergrösserung: Zeiss homog. Imm. 1/12, Ok. 4. Tub. 180 mm.

Fig. 19. Einige Zellen aus einer anderen Partie der Chorda desselben Tieres, Zellen in denen das Exoplasma vom Endoplasma nicht differenziert erscheint. Nur auf der Oberfläche der intercellulären Vakuolen eine Verdichtung des Protoplasmas und daher die scharfen und dunklen Konturen derselben.

Fixierung: Sublimat. Färbung: Eisenhämatoxylin. Vergrösserung wie bei vorangehender Figur.

Fig. 20. Eine Partie aus dem Chordagewebe der kaudalen Chorda dorsalis von Ophidium barbatum. Das Exoplasma nur als ein ganz dünner Saum auf der Oberfläche der Zellen ausgebildet. Die Intercellularverbindungen nur als eine Reihe von gefärbten Knoten der „Zwischenkörperchen" sichtbar. Die Zellen meistens ohne Vakuolen. Das Protoplasmahomogen. Fixierung: Sublimat. Färbung: Eisenhämatoxylin. Vergrösserung wie bei den vorangehenden Figuren.

Fig. 21. Ein Querschnitt durch die Chorda dorsalis mit ihren Hüllen (Elastica und Faserscheide) von einem Montée (larvales Stadium von Aale). Aus der kaudalen Partie der Chorda. Zwischen den Zellen nur in der Mitte der Chorda Intercellularlücken, sonst sind die Zellen mittelst ihrer Exoplasmen miteinander verschmolzen und das Gewebe hat vollkommen den Habitus eines Knorpelgewebes. ch: Chordaepithel. Fixierung: Sublimat-Eisessig. Färbung: Eisenhämatoxylin. Vergrösserung: Zeiss homog. Imm. 1/12, Ok. 4.

Figg. 22—24. Drei nacheinander folgende Stadien der Durchreissung des intercellulären Lamellensystemes im Chordagewebe. Aus dem Chordagewebe von Belone acus. In der Fig. 22 noch die Lamellen zwischen den einzelnen Vakuolen erhalten, in der Fig. 23 sind diese teilweise und in Fig. 24 vollkommen durchrissen, so dass nur fadenförmige Intercellularbrücken übrig geblieben sind. Nach einem mit Sublimat fixierten und mit Eisenhämatoxylin gefärbten Präparate bei der Benutzung von Zeiss homog. Imm. 1/12 und Ok. 4 in einem erheblich vergrössertem Massstabe gezeichnet.

Tafel XLI/XLII.

Figg. 25—30. Zellen aus dem Chordagewebe von Carassius auratus. Fixierung: Sublimat. Färbung: Hämatoxylin nach Delafield. Vergrösserung: Zeiss homog. Imm. 1/12, Ok, 4. Tub. 190 mm.

Fig. 31. Eine Partie des Chordagewebes vom Aale. Fixierung: Acid. picric.-nitric. Färbung: Hämatoxylin nach Delafield. Vergrösserung: Zeiss homog. Imm. 1/12, Ok. 5. Tub. 180 mm.

Fig. 32 (auf der Tafel 23!) Eine Chordazelle von Cobitis fossilis. Das Exoplasma zeigt eine etwa fibrilläre oder spongiöse Struktur. Fixierung: Sublimat. Färbung: Hämatoxylin. Vergrösserung: Zeiss homog. Imm. 1/12, Ok. 4.

Figg. 33—35. Chordazellen von Belone acus. Fixierung: Sublimat. Färbung: Fig. 33 und 34 Hämatoxylin nach Delafield, Fig. 35 Hämalaun-Säure-Fuchsin. Vergrösserung: Zeiss homog. Imm. 1/12, Ok. 4. Tub. 180 mm. (Die Fig. 33 etwas schematisiert.)

Fig. 36. Eine Partie des Chordagewebes von Cobitis fossilis. Färbung: Hämatoxylin nach Delafield. Vergrösserung: Zeiss homog. Imm. 1/12, Ok. 4.

Tafel XLIII/XLIV.

Fig. 37, a—i. Vereinzelt vorkommende Knorpelzellen von Myxine glutinosa. Aus der Nähe des proximalen Endes der cirkumoralen Tentakel. Fixierung: Alkohol. Färbung: Delafields Hämatoxylin. Vergrösserung: Zeiss homog. Imm. 1/12, Ok. 5.

Fig. 38. Knorpelzellen aus der fibrösen Chordascheide von Notidanus cinereus. Zwischen den Zellen das noch nicht verknorpelte fibröse Gewebe der Scheide (Schwanzflosse). Färbung: Hämatoxylin nach Delafield. Vergrösserung: Zeiss homog. Imm. 1/12, Ok. 4.

Fig. 39. Eine Partie des Knorpelgewebes aus dem primordialen Cranium von Syngnathus acus. Knorpelzellen mit grossen Knorpelkapseln. Fixierung: Sublimat-Eisessig. Färbung: Hämatoxylin nach Delafield. Vergrösserung: Zeiss homog. Imm. 1/12, Ok. 4.

Fig. 40. Das mit aus der verknorpelten Chordascheide ausgeschiedener Substanz durchtränkte Chordagewebe des peitschenförmigen Schwanzendes der Chimaera monstrosa. Fixierung: Sublimat-Eisessig. Färbung: Hämatoxylin nach Delafield. Vergrösserung: Reichert, Obj. 6. Ok. 4.

Fig. 41. Aus derselben Chorda, mehr nach vorne, wo nur einzelne Zellen mit der ausgeschiedenen Substanz angefüllt sind. Fixierung, Färbung wie bei Fig. 40. Vergrösserung: Reichert, Obj. 6. Ok. 3.

Fig. 42. Vom äusseren Rande der fibrösen Chordascheide aus dem peitschenförmigen Schwanzende von Chimaera. Die Elastica chordae stellenweise abgehoben. Spuren eines Ausscheidungsprozesses auf der Oberfläche der Chordascheiden. Fixierung, Färbung und Vergrösserung wie bei der vorangehenden Figur.

Fig. 43. Aus der distalsten Partie der Chorda dorsalis eines Exemplares von Chimaera monstrosa. Das Innere der Chorda, da wo sich ehemals das Chordagewebe befand, wird durch eine ausgeschiedene homogene färbbare Substanz ausgefüllt, in die einzelneKnorpelzellen einwandern. Die Fasern, die man im Inneren der Chorda ausser den Zellen sieht, können noch Reste des ehemaligen jetzt vollkommen zerstörten Chordagewebes sein (?). Fixierung, Färbung wie bei der vorangehenden Figur. Vergrösserung: Reichert, Obj. 8. Ok. 2.